Die drei Indusium-Typen der Polypodiaceae

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Berlin

Von

Asghar Ali Hyder

aus Indien

Tag der Promotion: 6. August 1926

Emil Ebering, Berlin NW. 7, Mittelstraße 29.

Referenten: Prof. Dr. L. Diels
Prof. Dr. H. Kniep

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Herrn Prof. Dr. L. Diels

in Verehrung und Dankbarkeit gewidmet

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544323_0053

Vorwort.

Im Folgenden habe ich die drei Typen des Indusiums, wie wir sie bei den *Polypodiaceae* finden, beschrieben und ihre Ableitung erläutert. Zur Verfügung stand mir das Material des Botanischen Gartens und des Herbars des Botanischen Museums zu Berlin-Dahlem. Ich benutzte das Herbarmaterial nur, wo ich keine frischen Pflanzen erreichen konnte.

Diese Arbeit wurde auf Anregung und unter Leitung des Herrn Prof. Dr. L. Diels ausgeführt. Ich möchte ihm an dieser Stelle für seine freundliche Hilfe und das Interesse, das er der Arbeit entgegenbrachte, meinen ergebensten Dank aussprechen.

Einleitung.

Bei den *Polypodiaceae* hat, wie wir wissen, das sogenannte „wahre Indusium" drei verschiedene Typen angenommen und der Gedanke, daß alle diese Typen ursprünglich nicht als solche bestanden, sondern sich durch den Prozeß allmählicher Modifikation auseinander entwickelt haben, stammt wahrscheinlich von Prantl.[1] Dieser Gedanke äußert sich sehr klar in seiner Bemerkung: „Zunächst an *Davallia* schließt sich *Onoclea,* wovon wir weiter zu *Cystopteris* gelangen, wo das Indusium allmählich um den größten Teil des Umfanges des Receptaculums herum wächst und *Woodsia* nebst *Cyathea,* wo es vollständig das Receptaculum umschließt. Andererseits rückt das Indusium weiter auf das Receptaculum hinauf *(Nephrolepis, Aspidium).*" Späterhin haben manche andere Autoren gelegentlich Bemerkungen zu diesem Thema gemacht; erst Goebel[2] aber hat kürzlich den Ge-

1. Prantl, Vorläufige Mittheilung über die Verwandtschaftsverhältnisse der Farne. (Verhandlg. d. Physic-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. VIII. 1875, S. 144.

2. Goebel, Organographie d. Pflanzen. 2. Aufl. Spez. Teil 2, S. 1148—52.

danken Prantls wieder aufgenommen und mit zahlreichen Einzelheiten beschrieben, indem er gleichzeitig Beispiele dafür anführte, wie sich die drei verschiedenen Typen des Indusiums durch allmähliche Umbildung entwickelt haben.

Indusium.

Der Ausdruck Indusium wird im allgemeinen für alle die schützenden Strukturen, die in Verbindung mit dem Farn-Sorus stehen und zum Schutze der jungen Sporangien dienen, angewandt. Es braucht jedoch nicht erwähnt zu werden, daß diese Strukturen, obgleich sie vom physiologischen Standpunkt aus ähnlich, doch durchaus nicht homolog sind. Wir nennen im allgemeinen das Indusium von *Polystichum* und *Dryopteris* mit demselben gemeinsamen Namen wie den umgeschlagenen Rand von *Pteris* und *Adiantum*. Im ersten Falle ist es eine ganz neue Struktur, im zweiten dagegen der eingerollte Rand des Blattes, der nebenbei eine schützende Funktion übernommen hat. Presl[3] war der erste Botaniker, der einen Unterschied zwischen diesen beiden Typen machte, indem er für den ersten den Ausdruck „Indusium verum" und für den letzteren „Indusium spurium" gebrauchte. Mettenius[4] hat dann diese beiden Ausdrücke aufrecht erhalten, indem er das „Indusium verum" durch das Fehlen der Spaltöffnungen charakterisierte.

In dieser Arbeit habe ich mich auf die Untersuchung des sogenannten „Indusium verum" beschränkt, das ich später einfach als Indusium bezeichnen werde.

Aeußere Gestalt der Indusiumzellen.

Im allgemeinen entsteht das „Indusium verum" aus Epidermiszellen oberhalb eines Blattnerven; in einigen Fällen *(Davallia, Microlepia)* können auch die Epidermiszellen des benachbarten Blattparenchyms an seiner Bildung teilnehmen. Der epidermale Ursprung des Indusiums veranlaßte mich zu untersuchen, ob irgend eine Aehnlichkeit im Bau der Epidermiszellen und dem der Indusiumzellen besteht. In dieser Absicht untersuchte ich die Indusien der meisten in dieser Arbeit er-

3. Presl, Tentamen Pteridographiae seu etc. 1856, S. 22—25.
4. Mettenius, Filices horti botanici Lipsiensis. 1856, S. 12.

wähnten Farne. Ich fand, daß in den meisten Fällen *(Polystichum lobatum, P. lonchitis, Dryopteris filix mas* und *Davallia immersa* Fig. 1) beinahe alle Zellen des Indusiums den epidermalen Charakter bewahrt hatten, indem ihre Wände in der Aufsicht einen wellenförmigen Verlauf zeigten. In anderen Fällen *(Nephrolepis exaltata, N. biserrata, Woodsia obtusa* und *Humata Kingii),* in denen die meisten Zellen des Indusiums diese charakteristische epidermale Struktur verloren hatten, waren wenigstens einige Zellen übriggeblieben, an denen ich noch deutlich diesen wellenförmigen Verlauf der Wände feststellen konnte. Bei *Woodsia obtusa* (Fig. 2) sind die Zellen im unteren Teile des Indusiums mehr oder weniger deutlich polygonal, während die Zellen am oberen Rande charakteristisch gewellte Wände besitzen. Aehnlich haben bei *Nephrolepis* die Zellen am Rande des Indusiums noch den epidermalen Charakter bewahrt, die Zellen des mittleren Teiles sind dagegen sehr stark in der vertikalen Richtung gestreckt und haben dabei vollständig die welligen Konturen verloren. Es muß als wichtig betont werden, daß die hier untersuchten Indusien, wenn auch nicht überall, so doch wenigstens an einigen Stellen Zellen von epidermalem Charakter, d. h. Zellen, deren Wände gewellt sind, besitzen.

Aber es kommen auch Ausnahmen von dieser allgemeinen Regel vor. In der Gattung *Cystopteris* finden wir in keinem Indusium Zellen mit welligem Umriß. Bei *Cystopteris regia* (Fig. 3) sind diese Zellen in die Länge gestreckt und ihre Wände vollkommen gerade. Da so der Verband der einzelnen Zellen nicht sehr fest ist, weichen sie gewöhnlich am oberen Rande des Indusiums auseinander. Ein sehr merkwürdiger Fall findet sich bei *Humata Kingii.* Bei dieser Art besitzen einige Indusien nur Zellen mit vollkommen geraden Wänden (Fig. 4 A); in anderen Indusien derselben Pflanze, ja desselben Fiederchens, finden wir dagegen neben diesen Zellen auch solche mit welligen Wänden (Fig. 4 B), wenngleich diese Wände nie so tief und deutlich wie bei den eigentlichen Epidermiszellen gewellt sind.

Welche dieser beiden Arten der Indusiumzellen ist nun die ursprüngliche? Es scheint mir sicher, daß die Zellen des Indusiums mit welligen Wänden die primitiveren sind, während die gestreckten Zellen mit fast geraden Wänden erst sekundär von den ersteren abgeleitet sind. Dafür spricht zunächst, daß die

Zellen mit welligen Wänden weitaus vorherrschen, dann aber auch, daß diese Zellen in ihrem Umriß vollständig den Epidermiszellen gleichen, aus denen auch das Indusium hervorgegangen ist. Einen weiteren Beweis liefert schließlich noch *Humata Kingii* dadurch, daß, wie oben erwähnt, in ein und demselben Indusium beide Arten von Zellen vorkommen.

Indusium von Hemitelia.

Weiter beschäftigte ich mich mit der Frage nach der wahren Natur des Indusiums von *Hemitelia*. Hooker und Smith hielten das halbkreisförmige und unterständige Indusium von *Hemitelia* für eine modifizierte Schuppe. Sie glaubten, daß eine Schuppe, die dicht am Sorus lag, umgewandelt wurde und die schützende Funktion übernahm. Ich möchte mich Mettenius anschließen, der diese Ableitung als falsch ansieht. Er hält dieses schützende Gebilde bei *Hemitelia* für ein wahres Indusium. Es ist nicht durch Umbildung einer Schuppe entstanden, sondern hat sich als selbständiges Gebilde entwickelt und ist den wahren Indusien der anderen Farne homolog.

Es ist nicht uninteressant, die Einwände zu erwähnen, die gegen die Theorie von Hooker und Smith erhoben werden können. Mettenius[5] schreibt zum Beweise seiner Annahme: „Bei genauerer Prüfung jedoch ergiebt sich, daß diese Voraussetzung eine irrige ist, da die Basis des schuppenförmigen Indusiums die innere Hälfte des Receptaculums umfaßt und selbst an den ältesten Soris persistiert, während die benachbarten Paleae in bekannter Weise inseriert sind." Wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, hat Mettenius zwei Einwände gegen die Hookersche Theorie vorgebracht:

1. Das Indusium von *Hemitelia* entsteht aus *vielen* epidermalen Zellen, während die Schuppe nur aus *einer* einzigen Zelle hervorgeht.

2. Das Indusium von *Hemitelia* bleibt noch erhalten, wenn der Sorus sehr alt ist. Die Schuppe dagegen fällt ab, sobald sie ihre Aufgabe erfüllt hat.

Es besteht noch ein weiterer anatomischer Unterschied zwischen einem Indusium und einer Schuppe. Wie schon er-

5. Mettenius, Filices horti botanici Lipsiensis. 1856, S. 110.

wähnt, bestehen die Indusien der meisten Farne — ausgenommen z. B. *Cystopteris* — aus Zellen, die — wenn auch nicht alle, so doch wenigstens einige von ihnen — in ihrer äußeren Gestalt den Epidermiszellen gleichen, d. h. ihre Wände sind wellig gekrümmt. Untersuchen wir ein *Hemitelia*-Indusium, so finden wir, daß seine Zellen dasselbe epidermale Merkmal aufweisen (Fig. 5). Im Gegensatz hierzu sind die Zellen der Schuppe rechtwinklig und besitzen vollständig gerade Wände (Fig. 6). Auch dieser anatomische Unterschied zwischen den Zellen des Indusiums von *Hemitelia* und denen der Schuppe läßt die Deutung dieses schützenden Gebildes als umgewandelte Schuppe zweifelhaft erscheinen.

Das Indusium von *Cystopteris* kann leicht fälschlich von einer Schuppe abgeleitet werden, da die Zellen dieser beiden Gebilde sich in ihrer äußeren Gestalt gleichen. Aber die Einwände von Mettenius sind auch hier stichhaltig.

Die Annahme der früheren Forscher, daß das Indusium von *Hemitelia* eine umgewandelte Schuppe ist, muß wegen der oben angeführten Tatsachen abgelehnt werden. Weder das Indusium von *Hemitelia* noch das von *Cystopteris* ist je aus einer Schuppe entstanden. In beiden Fällen hat es sich als neues Gebilde entwickelt. Die Zellen des Indusiums von *Hemitelia* bewahrten ihren epidermalen Charakter, während sie bei *Cystopteris* modifiziert wurden.

Die Stellung des Sorus am Blatt.

Ein anderer Punkt, der Beachtung verdient, ist die Stellung des Sorus an dem Blatt, das ihn trägt. Es bestehen hier gewöhnlich zwei Möglichkeiten, entweder am Rande oder auf der Fläche des Blattes und zwar dann meist auf der Unterseite. Obgleich ich mich in dieser Arbeit darauf beschränkt habe, die Entstehung der verschiedenen Typen der Indusien der flächenständigen Sori zu untersuchen, möchte ich doch noch mit einigen Worten auf die allgemeine Theorie der Entstehung der flächenständigen Sori selbst eingehen. Verschiedene Forscher haben sich mit dieser Frage beschäftigt. Sie nehmen übereinstimmend an, daß die flächenständigen Sori durch Verschiebung der randständigen Sori vom Rand auf die Blattunterseite entstanden seien. Diese Annahme scheint um so sicherer, da bis

jetzt noch kein Beweis für die Verschiebung in entgegengesetzter Richtung — von der Fläche auf den Rand — erbracht wurde.

Soweit ich weiß, war Prantl[6] der erste, der diese Ansicht vertrat und Bower[7] bestätigte sie mit folgenden Worten: „Among the Leptosporangiate Ferns there is ample evidence to show that the marginal sorus has shifted by gradual steps to the lower surface. This is clearly proved by comparison within the *Dennstaedtia-Davallia* series." Die Verschiebung der randständigen Sori auf die Blattunterseite führte gleichzeitig zu einer starken Aenderung in der Beschaffenheit der beiden Indusium-Klappen, die bei den randständigen Sori gleichmäßig dick sind. Bower[8] beschreibt dies mit folgenden Worten: „Starting with a strictly basipetal sorus, with cup-like indusium, slightly two-lipped, it may be, as in *Loxsoma* (Fig. 320), we have seen that the type in *Dennstaedtia apiifolia* (Fig. 332) is similar in position and structure. The indusial lips, which are equal in the above plants, become unequal in *Microlepia speluncae* (Fig. 332), the superior lip (S) being both longer and thicker than the inferior (i), and taking on itself the structural characters and appearance of a continuation of the leaf; this is repeated in *Davallia Griffithiana* (Fig. 339), and is still more pronounced in *Cystopteris* and *Lindsya*. Thus the equal lips may be differentiated, the one taking on the structure of the leafmargin, the other becoming a mere appendage of the surface."

Später wurde die Verschiebung des randständigen Sorus auf die Blattunterseite und die gleichzeitige Aenderung der Beschaffenheit der beiden Indusium-Klappen von Goebel[9] beschrieben. Er stellt diesen ganzen Prozeß sehr anschaulich diagrammatisch dar. Ich will hier seine Beschreibung beifügen: „Von dem *Cibotium*-Sorus führt nun, wie Verf. anderwärts ausgeführt hat, eine sehr lehrreiche Reihe zu Formen, welche den Sorus ganz auf der Unterseite tragen. Schematisch ist dieser Vorgang in Fig. 1133 dargestellt. Die beiden Teile der Sorushülle nehmen zunächst verschiedene Beschaffenheit an. Der

6. Prantl, Vorläufige Mittheilung über die Verwandtschaftsverhältnisse der Farne. (Verhandlg. d. Physic-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. VIII, 1875, S. 144.

7. Bower, The origin of a land flora. 1908, S. 633—34.

8. Bower, The origin of a land flora. 1908, S. 636.

9. Goebel, Organographie d. Pflanen. 2. Aufl. Spez. Teil 2, S. 1142—43.

obere Jo stimmt in seinem Bau überein mit der Blattfläche, als deren unmittelbare Fortsetzung er erscheint, der untere bleibt dünner und sieht dann aus wie eine Neubildung auf der Fläche, zu der Jo von Anfang an zu gehören scheint.

Sehen wir also einerseits die Stellung des Sorus sich verändern, so läßt sich andererseits auch an einer Reihe von Zwischenstufen verfolgen, wie die Beschaffenheit des oberen und des unteren Indusiums mehr und mehr verschieden wird.

Die Anordnung der Reihe ist ja auch hier eine subjektive. Das ist aber nicht anders möglich. So sehen wir in der *Davallia*-Reihe bei *Prosaptia* (die vielfach als Untergattung von *Davallia* betrachtet wird) z. B. *Pros. contigua,* den Sorus in einer becherförmigen Hülle, die chlorophyllhaltig und auf der Ober- und Unterseite gleich dick ist. Bei *Davallia dissecta* (Fig. 1134) ist der obere Teil der Sorushülle chlorophyllhaltig mit 2 Leitbündeln und Spaltöffnungen versehen, der untere dünnhäutig. Jüngere Stadien zeigen aber Uebereinstimmung mit *Cibotium:* es geht die Placenta aus dem Blattrand hervor und wird umgeben von einer zweilippigen Hülle, deren beide Teile sich später recht ungleichartig entwickeln."

Vorstehend habe ich wiedergegeben, wie Bower und Goebel den Prozeß erklären, der zur Entstehung der flächenständigen Sori führte. Nachdem der Sorus auf die Blattunterseite verschoben war, begann das Indusium selbst sich zu modifizieren und zwar so erheblich, daß es allmählich eine große Variabilität in Form und Gestalt erreichte. Das Indusium nimmt so stark verschiedene Formen an, daß auf den ersten Blick keine Verwandtschaft zwischen diesen zu bestehen scheint. Eine sorgfältige Untersuchung beweist aber das Gegenteil. Die verschiedenen Formen des Indusiums lassen sich alle auf *eine* ursprüngliche zurückführen. In dieser Arbeit ist es mein Hauptziel, möglichst klar und deutlich zu zeigen und durch zahlreiche Abbildungen zu erläutern, wie die verschiedenen Formen des Indusiums, die wir bei den *Polypodiaceae* finden, sich allmählich aus der primitivsten Form entwickelt haben.

Die drei Typen der Indusien.

Wie schon erwähnt, gewann das Indusium eine große Variabilität bei den *Polypodiaceae,* einer Familie, die in dieser

Hinsicht die reichhaltigste aller Farnfamilien ist. Alle diese verschiedenen Formen zerfallen in drei Hauptgruppen, die durch Zwischenformen verbunden sind. Diese drei Typen der Gestalt des Indusiums unterscheiden sich durch ihre verschiedene Insertion am Receptakulum. Wir unterscheiden somit:

1. Indusium superum,
2. Indusium inferum,
3. Indusium laterale.

In dieser Arbeit will ich diese drei Typen in der obigen Reihenfolge besprechen.

1. Indusium superum.

Goebel definiert diesen Typus an Hand eines Beispieles mit folgenden Worten: „Unter einem solchen verstehen wir ein auf der Placenta entspringendes, wie es z. B. bei der Untergattung von *Aspidium Polystichum* vorkommt. Bei letzterer Gattung (oder Untergattung) sind die Sori radiär, sie tragen annähernd in der Mitte eine ebenfalls radiäre in ihrer Mitte angeheftete kreisrunde Platte (Fig. 1147)."

Goebel faßt den Begriff „Indusium superum", wie aus seiner Definition und dem oben angeführten Beispiel hervorgeht, sehr eng. Er schließt all jene Fälle aus, wo das Indusium, obgleich oberständig, doch nicht so wie bei *Polystichum* inseriert ist. *Polystichum* zeigt uns die höchst entwickelte Form des „Indusium superum". Wenn aber dieser Ausdruck nur auf diese Gattung beschränkt werden soll, unter welche Kategorie fallen dann jene Formen des Indusiums, die zwar oberständig sind, aber nur eine primitive Form des „Indusium superum" aufweisen? Das Indusium von *Nephrolepis exaltata* (Fig. 18 A), *N. biserrata* (Fig. 19 A) ist ebenso oberständig, wie das von *Polystichum*, obgleich es nicht so wie bei demselben inseriert ist. Ich möchte also diesen Begriff weiter fassen, indem ich alle jene Indusien mit einschließe, die an der oberen Seite des Receptakulums inseriert sind, ganz gleich, ob sie aus dem verbreiterten Ende des Nerven *(Nephrolepis)* oder an der oberen Seite des weiterwachsenden Nerven entstehen *(Dryopteris* und *Polystichum)*.

Im oberständigen Indusium können wir deutlich zwei Typen unterscheiden: 1. sitzend, 2. gestielt. Sitzende Indusien finden wir bei *Oleandra, Aspidium Sieboldii, Fadyenia* usw. In diesem Falle ist das Indusium direkt dem Receptakulum angeheftet, während es im zweiten Falle durch einen Stiel mit dem Receptakulum verbunden ist, der das Indusium wie einen Schirm emporhebt. Diesen Typus des Indusiums finden wir z. B. bei *Dryopteris filix mas* und *Polystichum lobatum.*

Nachdem Goebel das oberständige Indusium definiert hat, beschreibt er, indem er ein Indusium von *Polystichum* im Auge hat, wie ein solches Indusium entsteht. Er geht von einem *Cystopteris*-Indusium aus, das unterständig ist und das Receptakulum von hinten nach vorn bedeckt und beschreibt die verschiedenen Modifikationen, die das unterständige Indusium in seine oberständige Lage bringen, indem er gleichzeitig den ganzen Vorgang durch zahlreiche Diagramme erläutert. Er beschreibt den Prozeß mit folgenden Worten: „Die Abbildungen Fig. 1146 mögen den Vorgang erläutern. Ausgehend von der Gestaltung des *Cystopteris*-Sorus sehen wir die Anheftungsstelle des Indusiums (punktiert) schmäler werden und die Seitenteile sich herzförmig ausbreiten. Der Längsschnitt ist aber noch der in Fig. 1146, 6 abgebildete. Nun tritt das Indusium in Verbindung mit der Placenta (Fig. 1146, 3), letztere umgreift die Anheftungsstelle des Indusiums (oder was auf dasselbe hinauskommt, die Anheftungsstelle des Indusiums rückt auf die Oberseite der Placenta), der Sorus wird fast — und schließlich (Fig. 1146, 5) ganz — radiär."

Goebel leitet also das oberständige Indusium von *Cystopteris* ab, aber er erwähnt niemals einen Grund, der ihn zu dieser Ableitung führt. Der einzige Grund, der ihn veranlaßt haben hönnte, diese Entwicklung anzunehmen, ist die noch unsichere Entstehung des *Cystopteris*-Sorus aus dem Rande des Fiederchens, da er, während er seine Entwicklung schildert, schreibt: „Angelegt wird die Placenta — deren Entwicklung nicht lückenlos verfolgt wurde — entweder aus dem Blattrand oder in dessen nächster Nähe auf der Blattunterseite." Obgleich diese Ableitung an sich sehr einleuchtend ist, kann die Entstehung des *Cystopteris*-Sorus aus dem Rande nicht allein, d. h. ohne daß noch andere Beweisgründe hinzukommen, als ge-

nügende Grundlage gelten, die Ursprünglichkeit des *Cystopteris*-Sorus anzunehmen. Auch andere Gründe werfen ein ungünstiges Licht auf diese Theorie.

Es ist ganz sicher, daß das oberständige Indusium sich von irgend einer primitiven Form abgeleitet hat, nachdem der Sorus auf die Blattunterseite verschoben wurde; mit anderen Worten, jene Gruppe erscheint als die ursprüngliche, bei der der flächenständige Sorus die primitivste Form zeigt. Nun erhebt sich die Frage, ob der *Cystopteris*-Sorus mit seinem unterständigen Indusium die ursprünglichsten Verhältnisse darstellt? Das ist sehr fraglich. Nachdem der Sorus auf die Fläche verschoben wurde, sollte er in seiner ursprünglichen Form Fälle aufweisen, wo der Nerv in dem Receptakulum endigt oder mit anderen Worten, — was nur dasselbe sagt — der Sorus muß sich am Ende des Nerven entwickeln. Diese Verhältnisse im ursprünglichen Zustand sind notwendig, weil der Sorus, während er randständig ist, am Ende des Nerven liegt und diese Lage beibehält, selbst nachdem er auf die Blattunterseite verschoben ist *(Davallia, Microlepia* usw.). *Cystopteris* zeigt ein weit fortgeschrittenes Stadium. Der Nerv, anstatt im Receptakulum zu endigen, erreicht beinahe den Rand des Blattes. Die Verlängerung des Nerven ist eine sekundäre Veränderung, wie es das Studium von *Didymochlaena* beweist. Bei *Didymochlaena truncatula* zeigen nämlich die langgestreckten Sori ein weit vorgeschrittenes Stadium ihres oberständigen Indusiums, obgleich sie ihre terminale Lage behalten haben. Wenn auch der Nerv im allgemeinen im Receptakulum endigt, finden wir doch hier und da Fälle, wo er, anstatt im Receptakulum zu endigen, weiterwächst (Fig. 7). Dies stützt die Behauptung, daß die terminale Lage des Sorus die ursprüngliche ist. Wenn das oberständige Indusium von den Verhältnissen bei *Cystopteris* abgeleitet wäre, wie könnten wir uns dann die terminale Lage der Sori von *Didymochlaena* erklären? Bei dieser Pflanze ist die Entwicklung in dieser Hinsicht nicht so weit fortgeschritten wie in jenen Gruppen, in denen der Nerv weiterwächst. So stellen die Verhältnisse bei *Didymochlaena* ein primitives Stadium dar, welches nicht mit den primitiven flächenständigen Sori durch *Cystopteris* verbunden werden kann, aber durch andere Formen, bei denen die Sori die terminale Lage behalten haben, verbunden werden sollte.

Natürlich kann das oberständige Indusium, wie Goebel schreibt, von dem unterständigen Indusium von *Cystopteris* abgeleitet werden. Bei *Cystopteris* ist das Receptakulum fast kreisförmig und nachdem das unterständige Indusium mit der Oberseite des Receptakulums verwachsen ist, wird ein Stadium erreicht, wie es Goebel (cf. Diag. 3. Fig. 1146) abbildet. Das Receptakulum ist kreisförmig, nur am hinteren Ende eingebuchtet. Nachdem das Receptakulum dieses Stadium erreicht hat, wächst es an beiden Seiten am Nerven entlang (natürlich gleichzeitig mit ihm das Indusium) und wird langgestreckt (Fig. 28). Nun erhebt sich die Frage, wovon die verschiedenen Gestalten des Receptakulums gleichaltriger Sori, wie wir sie bei den verschiedenen Arten von *Nephrolepis* finden (Fig. 18 B u. 19 B), abgeleitet sind. Das eingebuchtete Receptakulum kann nicht als Ausgangspunkt für das mehr oder weniger halbkreisförmige Receptakulum von *Nephrolepis* angesehen werden. Die große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Receptakulums bei *Nephrolepis* zeigt deutlich, daß das eingebuchtete Receptakulum mit seinem oberständigen Indusium nicht von dem *Cystopteris*-Sorus, wohl aber durch allmähliche Entwicklung aus dem *Nephrolepis*-Sorus abgeleitet worden ist.

Nach meiner Meinung hat die Entwicklung des oberständigen Indusiums einen ganz anderen Weg genommen, wie es weiter unten beschrieben werden soll. Es nimmt seinen Ausgangspunkt nicht von *Cystopteris*, sondern in der *Davallia*-Reihe. Die Verhältnisse von *Cystopteris* sind zu weit fortgeschritten, als daß das oberständige Indusium sich von hier aus entwickelt haben könnte. Es stellt ein Zwischenstadium dar, welches auf eine ganz neue Richtung der Entwicklung hinweist. Es hat sich schon frühzeitig von der Entwicklung zum oberständigen Indusium abgewandt und selbst eine neue Richtung eingeschlagen, die ihren Höhepunkt im unterständigen Indusium von *Woodsia* erreicht.

Die allmähliche Entwicklung des unterständigen Indusiums von *Cystopteris* zum oberständigen von *Polystichum*, wie sie Goebel annimmt, wurde bereits erwähnt. Ich will jetzt die Gründe anführen, auf die er die Annahme eines solchen Entwicklungsganges stützt und später untersuchen, wie weit sie mit den wirklichen Tatsachen übereinstimmen. Er schreibt: „Es wurde oben schon bemerkt, daß die hier vorgetragene Annahme

ihre Begründung finde teils darin, daß bei ein und derselben Pflanze *(Aspid. lobatum*[10]*)* Sori vom Typus der Abbildung 3 u. 5 (bzw. 4 u. 5) der Fig. 1146 vorkommen und daß auch die Entwicklungsgeschichte dafür spreche. Diese wurde bis jetzt vom Verf. nur bei *Aspidium adiantiforme* verfolgt. Die allerersten beobachteten Stadien zeigten eine einseitige (nach der Fiederspitze hin gerichtete) Entstehung des Indusiums, (entsprechend dem fertigen Zustand 3), das aber bald annähernd radiär wurde".

Ehe ich auf das eben Gesagte näher eingehe, will ich mit wenigen Worten die Entwicklung des oberständigen Indusiums, die ich selbst sehr eingehend bei *Polystichum lobatum, P. lonchitis, Aspidium Sieboldii* und *Dryopteris filix mas* untersucht habe, schildern.

Entwicklung eines gestielten Indusiums.

1. Polystichum lobatum.

Das Indusium entwickelt sich auf der Rückseite des Nerven. Das erste sichtbare Zeichen seiner Entwicklung ist eine leichte Verdickung des Nerven an der Stelle, an der der Sorus sich entwickeln soll, welche allmählich eine konische Vorwölbung bildet (Fig. 8 A). Diese Vorwölbung ist stets gegen den Rand des Fiederchens geneigt, vergrößert sich und erzeugt an seinem oberen Ende ein zungenförmiges Gebilde (Fig. 8 B), das später zum Indusium wird und überall nur eine Zellage dick bleibt. Dieses Gebilde, das nach dem Rande des Fiederchens hin gerichtet ist, wächst allmählich in die Länge und breitet sich nach beiden Seiten aus, behält dabei stets seine Anheftungsstelle als Mittelpunkt. Indem es sich noch weiter vergrößert, entsteht ein halbkreisförmiges Indusium (Fig. 8 F), das allmählich einen kreisförmigen Umriß annimmt (Fig. 8 H). Fig. 8 A—H zeigen diese Entwicklung sehr deutlich.

Der untere Teil der Vorwölbung bildet das kreisrunde Receptakulum, welches nach allen Seiten Sporangien erzeugt (Fig. 9 B), während aus dem oberen Teil der Vorwölbung der Stiel entsteht, mit dem das Indusium dem Receptakulum angeheftet ist. Die Vorwölbung besitzt an allen Stellen einen kreisförmigen Querschnitt.

10. „Auch bei *Aspid. Sieboldii* traf ich häufig Sori mit radiärem und mit nierenförmigem Indusium auf einer Blattfieder."

Bei *Polystichum lonchitis* entsteht das Indusium ähnlich wie oben beschrieben wurde. In den ersten Stadien ist das Indusium einseitig in die Länge gestreckt, während es beim Weiterwachsen allmählich eine kreisrunde Gestalt annimmt.

2. Dryopteris filix mas.

Bei *Dryopteris filix mas* bildet das Indusium nicht eine geschlossene kreisrunde Platte, wie bei *Polystichum lobatum*. Es ist mehr oder weniger nieren-herzförmig. Die schlitzförmige Einbuchtung des hinteren Teiles reicht bis zur Anheftungsstelle und teilt so den hinteren Teil des Indusiums in zwei fast gleiche Hälften (Fig. 10 A u. C). Ebenso ist das Receptakulum nicht kreisrund, sondern in seinem hinteren Teile durch eine dreieckige Bucht unterbrochen (Fig. 10 B).

Die Entwicklung des Indusiums von *Dryopteris filix mas* verläuft in den ersten Stadien im wesentlichen ebenso, wie es für *Polystichum lobatum* beschrieben wurde. Das erste Anzeichen seiner Entwicklung ist eine Vorwölbung, (Fig. 11 A), die sich allmählich vergrößert. An ihrem oberen Ende bildet sich ein länglicher Auswuchs (Fig. 11 B), der sich später zum Indusium weiter entwickelt, das hier keine geschlossene kreisförmige Platte bildet. Das kommt daher, daß der Stiel, der dieses Gebilde trägt, in den ersten Stadien seiner Entwicklung in seiner ganzen Länge gefurcht wird. Dies zeigt deutlich Fig. 11 C u. D und ein Querschnitt (Fig. 11 E), der mehr oder weniger halbmondförmig ist. Das Indusium entwickelt sich hier nicht nur vom oberen Ende des Stieles aus, sondern wächst vielmehr an beiden Rändern der Furche nach rückwärts (Fig. 12), so daß es nicht zu einer vollständig geschlossenen Platte werden kann (Fig. 10 A u. C). Da sich die Längsfurche des Stieles nicht nur auf seinen oberen Teil, der das Indusium trägt, beschränkt, vielmehr bis zu seinem untersten Teile, aus dem das Receptakulum entsteht, fortläuft, wird auch dieses eingebuchtet (Fig. 10 B).

Entwicklung des sitzenden Indusiums.

Aspidium Sieboldii.

Durch die Beschreibung der Entwicklung des Indusiums von *Aspidium Sieboldii* will ich erläutern, wie ein sitzendes

Indusium entsteht. Diesen Entwicklungsgang zeigt deutlich Fig. 13 A—D. Bei dieser Pflanze bildet sich der Sorus am oberen Teile des Nerven, der weiter wächst. Die ersten Spuren seiner Entwicklung zeigen sich in einem leichten Anschwellen des Nerven an der Stelle, an der der Sorus entstehen soll (Fig. 13 A). In diesem Falle entwickelt sich nicht wie bei *Polystichum lobatum* und *Dryopteris filix mas* ein Stiel, sondern die Verdickung, die sich etwas über die Oberfläche des Nerven erhebt, erzeugt zunächst nur an ihrem vorderen Rande das Indusium. Die Entwicklung des Indusiums, die so am äußersten vorderen Ende der Verdickung beginnt, schreitet allmählich an ihren beiden Seiten abwärts und schließt mit einem oberständigen sitzenden Indusium (Fig. 13 D) ab. Hier ist das Indusium, wie aus seiner Entwicklung deutlich hervorgeht, direkt am Nerven angeheftet. Es bildet keine vollständige kreisrunde Fläche wie bei *Polystichum lobatum*. Hinten stoßen die beiden Arme nicht zusammen, sondern bleiben durch den Nerven, an dem sie angeheftet sind, getrennt.

Im Vorstehenden habe ich die Entwicklung dreier verschiedener Arten des Indusiums (Sorus) beschrieben. Ich will nun meine Ergebnisse mit den Angaben Goebels (cf. S. 15) vergleichen. Goebel behauptete, beide Arten des Sorus, — nierenherzförmigen und radiären, vergl. seine Fig. 1146. Abg. 3 u. 5 — sowohl bei *Aspidium Sieboldii* als auch bei *Polystichum lobatum* gefunden zu haben. Nun erhebt sich die Frage, ob überhaupt die Möglichkeit vorliegt, beide Formen des Sorus bei ein und derselben Pflanze zu finden. Dies ist zu verneinen.

Es besteht ein großer Unterschied in der Entwicklung dieser beiden Arten des Sorus, wie wir sie bei *Polystichum lobatum* und *Aspidium Sieboldii* finden und selbst in den frühesten Stadien ihrer Entwicklung besteht keinerlei Uebereinstimmung, so daß es keine Möglichkeit gibt, daß sie zusammen vorkommen. Das sitzende Indusium von *Aspidium Sieboldii* wächst an beiden Seiten des Nerven entlang. So hindert der Nerv es kreisförmig zu werden und es bleibt stets nierenförmig.

Bei *Polystichum lobatum* entwickelt sich, wie früher beschrieben wurde, zuerst der Stiel, der an seinem oberen Ende das Indusium, am unteren das Receptakulum erzeugt. So wird das Indusium nicht durch den Nerven behindert und, wenn keine äußeren Faktoren hinzukommen, entwickelt es sich zu

einer geschlossenen kreisförmigen Platte. Selbstverständlich entwickelt sich das Indusium nicht vom Zentrum gleichmäßig nach außen, sondern es erhält, wie Fig. 8 A—H zeigt, nach und nach eine kreisförmige Gestalt. Inzwischen entwickeln sich auch die Sporangien allmählich und halten in ihrer Entstehung mit der Entwicklung des Indusiums Schritt, so daß sie in einem ausgebildeten Sorus nach allen Richtungen ausstrahlen. Das Indusium durchläuft mehrere Stadien der Entwicklung. Wenn es mehr oder weniger nierenförmig ist (Fig. 8 G), sind die Sporangien noch nicht am hinteren Ende des Receptakulums entwickelt. Der Sorus ist hier noch jung. Ein ausgebildeter Sorus ist im allgemeinen vollkommen radiär. Es ist möglich, daß in einigen Fällen die weitere Entwicklung der jungen Indusien unterbrochen wird und sie so keine kreisförmige Gestalt annehmen können. Ich selbst fand solche Sori, die am hinteren Ende eingebuchtet waren (Fig. 14 A). Daher hielt ich sie im ersten Augenblick für aspidioide — nieren-herzförmige — Sori und würde bei diesem Glauben geblieben sein, hätte ich sie nicht eingehend untersucht. Bei der weiteren Untersuchung zeigte sich ihre wahre Natur. Das Receptakulum war vollständig radiär und trug ringsum Sporangien (Fig. 14 B), — ein Punkt, der den radiären Sorus vom nieren-herzförmigen Sorus scharf scheidet. Es ist also Tatsache, daß es ganz unmöglich ist, bei *Polystichum lobatum* einen voll entwickelten normalen Sorus zu finden, bei dem das hintere Ende des Receptakulums steril ist. Goebel muß entweder einen jungen Sorus gesehen und diesen für einen ausgewachsenen aspidioiden gehalten haben oder er sah, was noch wahrscheinlicher ist, einen voll entwickelten Sorus, dessen Indusium, durch äußere Faktoren bedingt, keine kreisförmige Platte hatte bilden können. Er war in seiner Annahme so sicher, daß er den Sorus nicht weiter untersuchte und ihn für einen aspidioiden Sorus hielt.

Das Indusium von Dryopteris filix mas und Polystichum lobatum.

Die Möglichkeit, die beiden oben erwähnten Arten des Sorus, d. h. Sori mit sitzenden und gestielten Indusien auf ein und derselben Pflanze zu finden, wie Goebel meinte, wurde schon oben besprochen. Ich will nun *Dryopteris filix mas* und

Polystichum lobatum behandeln. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß bei diesen beiden Pflanzen das Indusium gestielt ist. Die Entwicklung der Indusien verläuft bei beiden Pflanzen merkwürdig ähnlich, wenigstens in den ersten Stadien — obgleich diese beiden Indusien schließlich vollständig verschiedene Gestalten annehmen. Bei beiden Pflanzen erscheint zuerst der Stiel. Bei *Dryopteris filix mas* wird der Stiel längs gefurcht und aus seinem unteren Teile entsteht ein eingebuchtetes Receptakulum. Da der Stiel gefurcht ist, kann das Indusium keine geschlossene kreisförmige Platte bilden. Es entwickelt sich an beiden Rändern der Furchung nach rückwärts und bleibt im hinteren Teile getrennt. Bei *Polystichum lobatum* dagegen wird der Stiel im Querschnitt kreisförmig und erzeugt an seinem oberen Ende ein radiäres Indusium. Da so die Entwicklung dieser beiden Formen des Indusiums sehr ähnlich verläuft, erwartete ich das eingebuchtete Indusium von *Dryopteris filix mas* als Abnormität bei *Polystichum lobatum* zu finden oder auch umgekehrt, aber all mein vieles Suchen in dieser Richtung war erfolglos. Höchst wahrscheinlich — obwohl es bis jetzt noch nicht bestätigt werden konnte — ist das kreisförmige Indusium von *Polystichum* eine höhere Entwicklungsstufe des Indusiums von *Dryopteris filix mas*. Nachdem der Stiel, der bei dieser Pflanze zuerst erscheint, sich einmal entwickelt hat, bleibt nur noch ein Schritt, um das radiäre Indusium abzuleiten, indem nämlich der Stiel, anstatt sich einzufurchen, einen kreisförmigen Umriß erhält.

Ursprung des oberständigen Indusiums.

Es wurde bereits erwähnt, daß das Anfangsglied der Entwicklungsreihe des oberständigen Indusiums in der *Davallia*-Reihe liegt. In dieser Gruppe finden wir die primitivste Form des Indusiums, nachdem der Sorus auf die Blattfläche verschoben wurde. Die einfachste und primitivste mögliche Gestalt besitzt das Indusium bei der Gattung *Davallia*. Die verschiedenen Formen des oberständigen Indusiums sind alle durch Umwandlung aus dem *Davallia*-Indusium entstanden. Einige, obgleich sie stark in der Form variierten, behielten doch dieselbe Entwicklungsrichtung, andere dagegen schlugen in ihrem Entwicklungsgang eine plötzliche Wendung ein und schufen so

eine neue Entwicklungsrichtung, die sie abseits von dem Hauptweg führte.

Ableitung des oberständigen Indusiums.

Ich habe das oberständige Indusium von einem Indusium abgeleitet, wie wir es bei *Davallia* finden. Die Gründe, die mich veranlaßten, diese Form als Ausgangspunkt zu wählen, wurden bereits erwähnt. Fig. 15 A—G stellt diese Entwicklung diagrammatisch dar. Die punktierten Linien bedeuten die Anheftungsstelle des Indusiums.

In der primitivsten Form ist das Indusium nur an seinem vorderen Ende frei. Es ist nicht nur dem Receptakulum, sondern auch dem Blattparenchym an beiden Seiten angeheftet. Das Receptakulum wölbt sich leicht in die Höhle des Sorus vor (Fig. 15 A). Nach diesem primitiven Stadium beginnt das Indusium an beiden Seiten frei zu werden und bleibt nur noch an der immer breiter werdenden Basis befestigt (Fig. 15 C). So nimmt das Indusium allmählich eine andere Gestalt an, es rundet sich an seinem vorderen Ende und an den beiden Seiten ab. Die Befestigungsfläche des Indusiums wird kleiner, sie beschränkt sich auf das Receptakulum und das dem Nerven benachbarte Blattparenchym. Da so die Basis des Indusiums an beiden Seiten des Nerven frei wird, wächst das Indusium nach rückwärts und wird dabei nierenförmig (Fig. 15 D u. E). Während das Indusium die oben erwähnten Entwicklungsstufen durchläuft, ändert sich gleichzeitig das Receptakulum. Es vergrößert sich, wölbt sich weiter in die Höhlung des Sorus vor, wird allmählich halbkreisförmig (Fig. 15 D) und schließlich kreisförmig. Nur an seinem hinteren Teile, d. h. dort, wo das Indusium dem Nerven angeheftet ist, bleibt es steril (Fig. 15 F). Später wächst das Indusium an den beiden Seiten des Nerven entlang und es entsteht ein länglicher Sorus (Fig. 15 G).

Ausgehend vom *Davallia*-Indusium treffen wir, wie Fig. 15 zeigt, wirklich fast alle Stadien bei den verschiedenen Gattungen der *Polypodiaceae*. Diese Stadien führen uns allmählich zu dem oberständigen langgestreckten Indusium von *Fadyenia* oder *Didymochlaena*.

Einen dem Diag. A der Fig. 15 entsprechenden Sorus finden wir bei *Davallia truncata* (Fig. 16 A). Das Ende des Nerven

verbreitert sich und bildet einen Kreisbogen, aus dem das Receptakulum entsteht. Das mehr oder weniger schildförmige Indusium ist nicht nur hinten dem Receptakulum, sondern auch an seinen beiden Seiten dem Blattparenchym angeheftet, nur an seinem vorderen Rande bleibt es frei (Fig. 16 B).

Bei *Davallia immersa* bleibt das Indusium außer an der Basis, wo es noch dem Blattparenchym angeheftet ist, überall frei (Fig. 17 A). Die Anheftung des Indusiums an der Basis bewirkte gleichzeitig eine Aenderung seiner Gestalt. Es rundete sich nicht nur an seinem vorderen Ende, sondern auch an den beiden Seiten der Basis ab. Das Receptakulum behielt dieselbe Gestalt wie bei *Davallia truncata* (Fig. 17 B).

Bei *Nephrolepis exaltata* wurde das Indusium nierenförmig. Hinten ist es noch an jeder Seite des Nerven dem Blattparenchym angeheftet (Fig. 18 A). Das Receptakulum ist halbkreisförmig geworden (Fig. 18 B).

Bei *Nephrolepis biserrata* wird sowohl das Receptakulum als auch das Indusium noch weiter kreisförmig (Fig. 19 A u. B). Den Höhepunkt dieser Entwicklungsrichtung finden wir bei *Oleandra*. Die hintere Befestigungsfläche des Indusiums wird noch kleiner, sie bleibt auf den Nerven beschränkt (Fig. 20 A). Die beiden hinteren Hälften des Sorus, die dem Sorus von *Nephrolepis exaltata* sein nierenförmiges Aussehen geben, haben sich nach rückwärts verlängert und geben so dem Indusium einen kreisförmigen Umfang mit einer Einbuchtung, die fast bis zur Mitte des Indusiums, d. h. wo es dem Nerven angeheftet ist, läuft (Fig. 20 A). Das Receptakulum ist außer an dem hinteren Teile, wo das Indusium in den Nerven übergeht, überall fertil (Fig. 20 B).

Der Sorus — Indusium und Receptakulum — zeigt eine immer deutlicher werdende Tendenz vollständig radiär zu werden, wie es klar aus dem Vergleich der oben beschriebenen verschiedenen Gattungen hervorgeht. Dies würde schon bei *Oleandra* erreicht werden, wenn nicht hier das Indusium an seinem hinteren Ende am Nerven befestigt wäre. Das Indusium kann niemals radiär werden, solange es sich in dieser Richtung fortentwickelt, d. h. an seinem hinteren Ende befestigt bleibt. Damit das Indusium sich zu einer vollständigen geschlossenen kreisförmigen Platte entwickeln könnte, müßte es an allen Seiten frei sein. Dieses Ziel wird dadurch erreicht, daß das Indusium

durch einen Stiel emporgehoben wird, wie wir es zuerst bei *Dryopteris* sehen.

Nachdem der Sorus ein Stadium erreicht hat, wie es *Oleandra* zeigt, tritt eine Gabelung in der Entwicklungsrichtung ein. Der Hauptast der Entwicklung verfolgt seine Richtung weiter und gibt einen Seitenast ab, der im radiären Indusium endigt. In diesem Seitenzweig, den die Gattungen *Dryopteris* und *Polystichum* vertreten, besteht die Tendenz, einen vollständigen radiären Sorus, bezw. radiäres Indusium und Receptakulum zu bilden, fort. In beiden Fällen verläuft die Entwicklung des Indusiums im wesentlichen ebenso. Bei *Dryopteris* entwickelt sich zunächst der Stiel, an dem bald eine Längsrinne entsteht, wodurch das Indusium, das sich an seinem oberen Ende bildet, hinten eingebuchtet bleibt. Bei *Polystichum* besitzt der Stiel keine Rinne, wird vielmehr im Querschnitt kreisförmig und bildet an seinem oberen Ende ein radiäres Indusium, an seinem unteren Ende ein gleichfalls radiäres Receptakulum.

In der Hauptrichtung dieser Entwicklungsreihe zeigt das Indusium noch weitere Modifikationen. Zunächst möchte ich nur einen Fall erwähnen, während ich die übrigen Fälle der Umwandlung des Indusiums, die eine Fortsetzung des Hauptzweiges darstellen, später beschreiben werde. Da das Indusium in der Richtung des Hauptzweiges nicht vollständig kreisförmig werden kann, entwickelt es sich in der einzigen ihm offenstehenden Richtung weiter. Es wächst an beiden Seiten des Nerven abwärts. Wenn es auf beiden Seiten gleichmäßig wächst, — mit ihm natürlich das Receptakulum — erhalten wir den länglichen Sorus von *Fadyenia* (Fig. 28 A) und *Didymochlaena* (Fig. 28 B). Entwickeln sich dagegen die beiden Arme des Indusiums nicht gleichmäßig, d. h. wächst ein Arm des Indusiums schneller und wird er dadurch länger als der andere, so entsteht ein hakenförmiger Sorus, wie er für die Gattung *Athyrium* charakteristisch ist, von der er „athyrioider Sorus" heißt.

Indusium inferum.

Unter einem solchen verstehen wir ein um die Basis des Receptakulums wachsendes und dasselbe von unten nach oben deckendes Indusium, wie es z. B. bei *Woodsia* (Fig. 25) und *Cyathea* (Fig. 24 A) vorkommt. Bei der letzteren Gattung ist das Receptakulum sehr deutlich kegelförmig.

Ursprung des kegelförmigen Receptakulums.

Zunächst möchte ich den Ausgangspunkt des kegelförmigen Receptakulums suchen. Im allgemeinen ist das Receptakulum, das die Sporangien trägt, bei den *Cyatheeae* und anderen Farnen, bei denen der Sorus durch ein unterständiges Indusium geschützt wird, nicht so deutlich säulenförmig wie bei den *Hymenophyllaceae* und *Loxsoma*, sondern mehr oder weniger kegelförmig. Woraus hat sich nun das kegelförmige Receptakulum entwickelt? Ist es durch Reduktion aus dem säulenförmigen Receptakulum der *Hymenophyllaceae* entstanden oder hat es sich als sekundäre Umbildung des flachen *Dicksonieae*-Receptakulums entwickelt? Die Beantwortung dieser Frage ist sehr wichtig, da die Ableitung des unterständigen Indusiums zum großen Teil von der Ableitung des kegelförmigen Receptakulums abhängt. Wenn wir annehmen, daß das kegelförmige Receptakulum von *Cyathea* und *Hemitelia* durch Reduktion aus dem säulenförmigen Receptakulum der *Hymenophyllaceae* entstanden ist, müssen wir auch annehmen, daß der *Cyathea*-Sorus mit seinem unterständigen Indusium sich aus dem randständigen Sorus der *Hymenophyllaceae* oder *Loxsoma* entwickelt hat. Erklären wir uns aber das kegelförmige Receptakulum als sekundäre Umbildung des flachen Receptakulums, so müssen wir annehmen, daß die Vorläufer des *Cyathea*-Sorus aus randständigen Sori mit flachen Receptakeln sich entwickelten, als der Sorus auf die Blattunterseite sich verschob. Ich halte die Deutung des kegelförmigen Receptakulums als sekundäre Umbildung des flachen Receptakulums aus folgenden Gründen für richtiger:

1. Außer bei den *Polypodiaceae* finden wir Sori mit unterständigen Indusien nur noch bei den *Cyatheaceae* und hier besitzen die *Dicksonieae*, die durch randständige Sori charakterisiert sind, nur flache Receptakeln. Das säulenförmige Receptakulum der randständigen Sori der *Hymenophyllaceae* finden wir bei den *Dicksonieae* überhaupt nicht. Dies beweist deutlich, daß das kegelförmige Receptakulum sich durch sekundäre Umbildung aus dem flachen Receptakulum entwickelt haben muß.

2. In der *Davallia*-Reihe, in der die ersten Ansätze zum flächenständigen Sorus auftreten, treffen wir zwei Formen des Receptakulums. Bei *Microlepia speluncae* ist das Receptakulum

kegelförmig (Fig. 21 B u. C) und dabei doch nicht so stark in die Länge gestreckt wie bei den *Hymenophyllaceae*. Bei *Davallia truncata* (Fig. 16 B) und *Davallia immersa* (Fig. 17 B) ist das Receptakulum beinahe flach. Da diese Verschiedenheit in derselben Gruppe der Farne auftritt, ist es sehr wahrscheinlich, daß das ursprüngliche flache Receptakulum durch sekundäre Umbildung zum kegelförmigen Receptakulum geworden ist.

Diese beiden eben erwähnten Tatsachen, glaube ich, zeigen deutlich, daß das kegelförmige Receptakulum sich aus dem flachen Receptakulum des randständigen Sorus entwickelt hat, nachdem dieser erst flächenständig geworden war. Wenn wir die Ableitung in dieser Richtung für wahrscheinlich halten, müssen wir für das unterständige Indusium denselben Ausgangspunkt, wie für das oberständige Indusium, annehmen.

Ableitung des unterständigen Indusiums.

Das unterständige Indusium hat sich als Seitenzweig aus derselben Wurzel wie das oberständige Indusium entwickelt. Diesen Entwicklungsverlauf veranschaulicht Fig. 22 Diag. A—E. Ausgehend von dem *Davallia*-Sorus, bei dem das Receptakulum flach ist (Fig. 16 B), durchläuft der Sorus ein Stadium, wie es Diag. A der Fig. 22 zeigt und wie wir es z. B. bei *Microlepia speluncae* (Fig. 21 B) finden. Das Receptakulum ist kegelförmig geworden, das Indusium bleibt dagegen noch dem Blattparenchym angeheftet. Später wird das Indusium fast überall frei und bleibt nur noch an der hinteren Seite des Receptakulums befestigt (Fig. 22 B). Nachdem dieses Stadium erreicht ist, beginnt das Indusium um das Receptakulum, das rechtwinklig zur Blattfläche steht, herumzuwachsen. Das Receptakulum zeigt bereits bei *Microlepia speluncae* (Fig. 21 C) die Tendenz, sich senkrecht zur Blattfläche zu stellen, da hier das kegelförmige Receptakulum, anstatt der Blattfläche parallel zu stehen, sich schon etwas aufgerichtet hat. Ein Stadium, das dem Diag. C der Fig. 22 entspricht, finden wir bei *Cystopteris* (Fig. 23 B). In dieser Gattung begegnen wir zum ersten Male einem unterständigen Indusium, wenn auch nur in einer sehr ursprünglichen Form. Das Receptakulum zeigt einen kreisförmigen Querschnitt, das Indusium ist der dem Rand des Fiederchens abgewandten Seite des Receptakulums angeheftet. Nachdem das Indusium dieses Stadium erreicht hat, wächst es

ringförmig weiter und umschließt somit den unteren Teil des Receptakulums. Da es am Rande weiter aufwärts wächst, überwölbt es das Receptakulum vollständig (Fig. 22 E). Ein Stadium, wie es Diag. E der Fig. 22 zeigt, finden wir bei *Cyathea, Woodsia* usw. Bei *Cyathea insignis* (Fig. 24 A u. B) wird das Indusium zu einer Hohlkugel, in der das Receptakulum eingeschlossen liegt. Diese öffnet sich mit einem kreuzförmigen Riß am terminalen Ende, durch den die Sporen nach außen gelangen. Bei *Woodsia obtusa* ist das Indusium im unteren Teile zusammenhängend, im oberen dagegen ausgefranst (Fig. 25).

Den Grund für die Annahme einer solchen Entwicklung sehe ich in der Tatsache, daß wir bei den *Cyatheeae* Formen treffen, die sich nur als Zwischenstadien erklären lassen. Durch diese ist das Indusium, nachdem es unterständig geworden war (cf. *Cystopteris regia* Fig. 23 B), hindurchgegangen und hat schließlich seinen Höhepunkt in *Cyathea* und *Woodsia* erreicht. Ein Beispiel hierfür liefert das Indusium von *Hemitelia Smithii* (Fig. 26 A), das dem Diag. D der Fig. 22 entspricht, d. h. es ist halbkreisförmig und an der dem Hauptnerven der Fieder zugewandten Seite des Receptakulums befestigt. Neben dieser für diese Pflanze charakteristischen Form des Indusiums treffen wir häufig Sori, die ein Indusium besitzen, das den unteren Teil des Receptakulums vollständig umgibt (Fig. 26 B). Von dieser Form können wir das kugelförmige *Cyathea*-Indusium ableiten, wenn wir annehmen, daß das Indusium ringsherum gleichmäßig aufwärts wächst; wächst es dagegen nur an isolierten Stellen weiter, so erhalten wir das in seinem oberen Teile zerfranste Indusium von *Woodsia obtusa*. Eine noch stärkere Reduktion des Indusiums finden wir bei *Woodsia ilvensis*. Hier wird das Indusium nur noch durch ein paar Haare gebildet. Diese Ausbildungsstufe des Indusiums weist uns den Weg, wie ein nackter Sorus entstanden ist. Ursprünglich bildete das Indusium ein kompaktes Gewebe, das allmählich in dem Maße, in dem sich seine Zellen rückbildeten, haarig wurde und schließlich vollständig verschwand.

Indusium laterale.

Der Hauptzweig in der Entwicklung der Umbildungen zum oberständigen Indusium endigt nicht mit dem länglichen nierenförmigen Indusium von *Fadyenia* oder dem hakenförmigen Indu-

sium von *Athyrium*, sondern erreicht durch noch weitere Modifizierung seine höchste Entwicklung im seitlichen Indusium. Unter einem solchen verstehen wir ein am Blattnerven seitlich angeheftetes und den Sorus einseitig deckendes Indusium, wie es z. B. bei der Gattung *Asplenium* vorkommt. Das Stadium, durch das das oberständige Indusium hindurchgegangen ist, um in seine jetzige seitliche Lage zu kommen, ist noch in den verschiedenen Gattungen der *Polypodiaceae* erhalten und bildet so ein Bindeglied in der Kette, durch die das seitliche Indusium von *Asplenium* mit dem oberständigen Indusium von *Didymochlaena* oder *Athyrium* verbunden werden kann. Ehe ich den Entwicklungsgang so beschreibe und erläutere, wie ich glaube, daß er sich abgespielt hat, halte ich es für notwendig, zuvor die Ansichten Goebels über den Ursprung dieses Indusium-Typus zu erwähnen.

Er beschreibt diese Entwicklung mit folgenden Worten: „Dieser „asplenioide Sorus" leitet sich ab von einem aspidioiden und zwar durch einseitige stärkere Entwicklung einer Indusiumhälfte, die zunächst zu einem „athyrioiden" Sorus führt.

Als Ausgangspunkt sei, entsprechend der Fig. 1146, 3, der aspidioide Sorus betrachtet, wie er sich bei *Didymochlaena* findet (Fig. 1149, 1; 1152). Der Unterschied ist nur der, daß bei letzterer Gattung die Placenta hufeisenförmig verlängert ist und sich auf beiden Seiten längs der Blattnerven weiter herunterzieht als bei *Aspidium*. Demgemäß ist auch die Anheftungsstelle des Indusiums verlängert.

Wenn nun eine Seite des Sorus in der Entwicklung zurückbleibt (Fig. 1149, 2), so entsteht der athyrioide Sorus, so genannt nach der Gattung *Athyrium*, welche tatsächlich einen Sorus besitzt, welcher dem in Fig. 1149, 2 grob schematisierten entspricht.

Daß damit nicht nur eine Konstruktion auf dem geduldigen Papier gegeben ist, zeigt die Tatsache:

1. Daß bei *Athyrium filix femina, A. selenopteris, A. fimbriatum* u. a. neben den normalen athyrioiden Soris auch aspidioide und asplenioide vorkommen (Fig. 1150—1151). Erstere finden sich namentlich an kräftigen Exemplaren, letztere am Ende der Fiedern, also bei schon abnehmender Entwicklungskraft. Das spricht zugleich dafür, daß der asplenioide Sorus aus einem weiteren Einseitigwerden des athyrioiden hervorging.

Dasselbe zeigt die Gattung *Diplazium*. Der aspidioide Sorus ist hier sehr in die Länge gezogen. Man findet teils doppel-, teils einseitige Sori. Erstere sind nach unserer Auffassung die ursprünglicheren.

2. Daß bei unzweifelhaften *Asplenien* mit normal einseitigem Sorus athyrioide Sori vorkommen. So bei *Asplenium fontanum.*"

Wie aus den oben angeführten Sätzen deutlich hervorgeht, leitet Goebel den asplenioiden Sorus oder das seitliche Indusium von *Asplenium* von dem athyrioiden Sorus ab. Nach seiner Meinung besteht der Prozeß, der zu dieser Umbildung führte, in einem allmählichen Kürzerwerden des kleineren Armes und endlich vollständigem Verschwinden desselben, so daß ein asplenioider Sorus entstand.

Als Beweis für seine Behauptung erwähnt er den Fall von *Athyrium filix femina* usw., wo neben den normalen athyrioiden Sori auch asplenioide Sori vorkommen, die an den Spitzen der Fiedern stehen. Diese Spitzenstellung der asplenioiden Sori erklärt er durch „abnehmende Entwicklungskraft", die bedinge, daß der athyrioide Sorus die denkbar einfachste Form, d. h. die asplenioide annimmt. Dieser Grund, den er für die Entstehung der asplenioiden Sori an den Spitzen der Fiedern anführt, ist keineswegs belanglos. Die Menge des Baumaterials, die zur Bildung eines asplenioiden Sorus gebraucht wird, ist sicher bedeutend geringer, als die zu einem athyrioiden Sorus benötigte. Trotzdem kann auf keinen Fall das bloße Auftreten der asplenioiden Sori auf den Spitzen der Fiedern als Beweis für die Entwicklung des asplenioiden Sorus direkt aus dem athyrioiden Sorus angesehen werden. Wir treffen die asplenioiden Sori bei *Athyrium,* aber wie und wodurch sie entstanden sind, kann nicht allein aus ihrem Auftreten an den Spitzen der Fiedern erklärt werden.

Das Gleiche gilt für *Asplenium fontanum.* Auch hier kann das bloße Auftreten der athyrioiden Sori neben den normalen so charakteristischen asplenioiden Sori, wenn nicht noch andere Beweisgründe hinzukommen, die Ansicht Goebels nicht beweisen.

Um seine Theorie über die Entstehung des seitlichen Indusiums zu rechtfertigen, führt Goebel noch den Fall von *Diplazium* an. Bei der Gattung *Diplazium* ist der Sorus im typischen Falle ein doppelter Sorus, d. h. er besteht aus zwei asplenioiden

Sori, die dicht nebeneinander an jeder Seite des Nerven liegen (Fig. 33 B). Diesen Typus des Sorus will ich im folgenden als „diplazioiden" Sorus bezeichnen. Goebel hält den diplazioiden Sorus für ursprünglicher als den einseitigen asplenioiden Sorus, ohne jedoch zu erklären, wie diese primitive Form entstanden ist und ob irgend eine Verwandtschaft zwischen diesem und dem asplenioiden und athyrioiden Sorus besteht. Ist diese Form des Sorus primitiver als der asplenioide Sorus, so muß sie durch Umwandlung aus dem länglichen aspidioiden — nierenförmigen — oder athyrioiden Sorus entstanden sein. Daß Goebel den Doppel-Sorus von *Diplazium* für ursprünglicher hält, als den einseitigen Sorus von *Asplenium*, weist darauf hin, daß der asplenioide Sorus nicht direkt aus dem athyrioiden Sorus, sondern erst auf dem Umweg über den Doppel-Sorus aus diesem entstanden ist.

Die oben angeführte Ansicht Goebels über die Entstehung des seitlichen Indusiums mag wohl manches für sich haben; ich selbst aber kann mich ihr aus folgenden Gründen nicht anschließen:

1. Bei *Athyrium (A. filix femina, A. acrostichoides, A. australe* u. a.) treten neben athyrioiden und asplenioiden Sori auch diplazioide Sori auf. Diese finden sich nicht vereinzelt, sondern sind im Gegenteil fast regelmäßig auf jeder Fieder vorhanden. Wie können wir uns das Auftreten dieser Sori bei *Athyrium* erklären? Selbstverständlich versagt die oben erwähnte Theorie Goebels hier vollständig und wirft keinerlei Licht auf das Auftreten und die Entstehung dieser diplazioiden Sori bei *Athyrium*. Wir können diese Frage nur lösen, wenn wir annehmen, daß bei *Athyrium* zwei Prozesse gleichzeitig nebeneinander verlaufen sind: 1. die Entwicklung des asplenioiden Sorus direkt aus dem athyrioiden Sorus, 2. die Entstehung des diplazioiden Sorus durch Umwandlung des athyrioiden Sorus.

2. Bei *Diplazium* finden wir neben den diplazioiden Sori auch die asplenioiden Sori. Wie ist der asplenioide Sorus bei dieser Gattung entstanden? Wir können nicht annehmen, daß der asplenioide Sorus bei Diplazium sich in der gleichen Weise wie bei *Athyrium* entwickelt hat. Bei *Diplazium* kann keine allmähliche Verkürzung des kleineren Armes angenommen werden, da hier der Sorus deutlich aus zwei asplenioiden Sori besteht,

die an jeder Seite des Nerven Rücken an Rücken liegen. Der asplenioide Sorus kann hier nur durch ein plötzliches Verschwinden der einen Sorushälfte entstanden sein. Gewöhnlich verschwindet die der Mittelrippe der Fieder abgewandte Hälfte des Sorus.

Ich glaube, daß das seitliche Indusium oder der asplenioide Sorus nicht direkt aus dem athyrioiden Sorus entstanden ist. Vielmehr nehme ich an, daß er sich allmählich über den diplazioiden Sorus als Zwischenstadium aus dem athyrioiden oder dem länglich-nierenförmigen Sorus durch Umbildung entwickelt hat. Ich will später erwähnen, welche Gründe mich zu dieser Annahme führten.

Ableitung des seitlichen Indusiums.

Ehe ich meine Behauptung beweise, will ich zunächst an einem Diagramm erläutern, wie ich glaube, daß das seitliche Indusium entstanden ist, vergl. Fig. 27.

Es ist dabei ganz gleich, ob wir von dem athyrioiden Sorus (Fig. 29 B) oder von dem länglich-nierenförmigen Sorus, bei dem beide Arme gleich lang sind (Fig. 28 A u. B), ausgehen. Das Ergebnis ist immer dasselbe. In beiden Fällen ist das Receptakulum überall fertil, d. h. an beiden Seiten und an dem hier mehr oder weniger keulenförmigen Ende (Fig. 28 C u. 29 C). Dieses Stadium, das Diag. A u. A^1 der Fig. 27 entspricht, bildet den Ausgangspunkt. Das nächste Stadium, das der diplazioide Sorus darstellt, können wir uns so entstanden denken, daß das Indusium während seiner Entwicklung dem Nerven der ganzen Länge nach angeheftet wächst, an der Spitze also nicht frei bleibt und so den Sorus vollständig in zwei Hälften teilt (Fig. 27 B u. B^1). Aus diesem Stadium kann der asplenioide Sorus durch plötzliches Verschwinden der einen Sorus-Hälfte abgeleitet werden. Allgemein verschwindet die von der Mittelrippe der Fieder abgewandte Hälfte. Bei dem athyrioiden Sorus ist also der kürzere Arm regelmäßig von dem Hauptnerven der Fieder abgewandt.

Ich nahm die Ableitung des seitlichen Indusiums, so wie sie Fig. 27 darstellt, nicht bloß an, weil diese drei Arten der Sori die charakteristischen Merkmale jener drei Gattungen der *Polypodiaceae* bilden, sondern konnte vielmehr durch genaueres

Studium dieser drei Gattungen weitere Beweise für meine Behauptung finden, die ich jetzt anführen möchte.

I. Athyrium.

Die für diese Gattung charakteristische Form des Sorus ist der athyrioide Sorus (Fig. 29 B). Dieser Sorus ist mehr oder weniger hakenförmig, d. h. er besteht aus zwei Armen, von denen einer, gewöhnlich der von der Mittelrippe abgewandte, kürzer ist als der dieser zugewandte. Das Indusium ist oberständig und das Receptakulum, das aus dem verbreiterten Nerven entsteht, ist überall, d. h. sowohl an beiden Seiten als auch am Ende, fertil.

1. Athyrium filix femina.

Diese Art zeigt eine große Mannigfaltigkeit in der Form ihrer Sori. Hier treffen wir häufig, wenn auch nicht immer, auf ein und derselben Fieder neben athyrioiden ebensogut längliche aspidioide als auch diplazioide oder asplenioide Sori. Die Stellung der asplenioiden Sori ist fixiert. Sie finden sich stets nur an den Spitzen der Fiedern und Fiederchen. Diese Lage hängt vermutlich damit zusammen, daß sie weniger Baumaterial als die anderen brauchen. Die übrigen drei Typen der Sori treten nur im unteren Teile der Fiedern auf, sind aber hier nicht an eine bestimmte Anordnung gebunden. Wir finden sie alle durcheinander. Sie entwickeln sich hauptsächlich nur an den dem Hauptnerven der Fieder zunächst gelegenen Adern, wie es Fig. 29 A zeigt.

Bei *Athyrium filix femina* fand ich nicht nur diese eben erwähnten vier Arten der Sori, es gelang mir vielmehr noch einen Sorus zu finden, der eine Uebergangsform vom länglichen aspidioiden zum diplazioiden Sorus darstellt. Dieser Sorus zeigt deutlich, wie sich in der Natur der letztere aus dem ersteren entwickelt hat. Hier ist, obgleich das Receptakulum vollständig wie bei dem diplazioiden Sorus in zwei gleiche Hälften geteilt ist, das Indusium nicht vollständig angeheftet (Fig. 19 G). Es ist nicht wie bei dem diplazioiden Sorus durchweg an dem Nerven befestigt, sondern bleibt an seinem oberen Ende teilweise frei. So weist es uns darauf hin, daß der diplazioide Sorus dadurch entstanden ist, daß das Indusium, das bei

dem länglichen aspidioiden Sorus frei bleibt, in seinem vorderen Ende mit dem Nerven in Verbindung trat.

Bei *Athyrium filix femina* finden wir zwei Arten des diplazioiden Sorus; eine, die von dem länglichen aspidioiden und eine, die von dem athyrioiden Sorus abgeleitet werden kann. Im ersten Falle sind beide Hälften des Doppel-Sorus mehr oder weniger gleich (Fig. 29 F), im anderen Falle dagegen entspricht der Sorus dem athyrioiden Typus (Fig. 29 D), —die eine Hälfte des Sorus ist länger als die andere. Das Auftreten eines solchen Doppel-Sorus beweist deutlich, daß er durch Verwachsung des freien vorderen Endes des Indusiums mit dem Nerven entstanden ist. Das Vorkommen dieser beiden Arten des Sorus — einer, die dem länglich-aspidioiden und einer, die dem athyrioiden Sorus entspricht — unterstützt mich wesentlich in meiner Ableitung des diplazioiden Sorus.

2. Athyrium acrostichoides.

Wir finden bei dieser Art eine ähnliche Anordnung der Sori wie bei *Athyrium filix femina*. Auch hier treffen wir alle vier Formen des Sorus — längliche aspidioide, athyrioide, diplazioide und asplenioide. Die asplenioiden Sori beschränken sich auf die Spitzen der Fiedern, die Anordnung der ersten drei Art ist dagegen in keiner Weise geregelt. Sie treten alle drei durcheinander auf und werden immer nur an der Spitze der Fieder durch die asplenioiden Sori ersetzt. Auch bei dieser Art finden wir beide Formen des diplazioiden Sorus, — die eine, die von dem athyrioiden, die andere, die von dem länglichen aspidioiden Sorus (Fig. 30) abgeleitet werden kann.

3. Athyrium australe.

Auch diese Pflanze besitzt eine ähnliche Verteilung der Sori.

Es wurde bereits erwähnt, daß bei *Athyrium filix femina, A. acrostichoides, A. australe* die drei Formen des Sorus — athyrioide, aspidioide und diplazioide — vollständig durcheinander im unteren Teile der Fieder vorkommen. Wie können wir uns das Auftreten dieser verschiedenen Formen der Sori, insbesondere die bei allen drei Formen gleiche Stellung zum Hauptnerven der Fieder, erklären? Nur dadurch, daß wir an-

nehmen, daß eine Verwandtschaft zwischen den beiden ersten Formen und der letzten Form des Sorus besteht, indem diese durch einen allmählichen Umbildungsprozeß aus dem ersteren sich entwickelte, wie es Fig. 27 zeigt.

4. Athyrium procerum.

Diese Art besitzt nur asplenioide und diplazioide Sori (Fig. 31). Die diplazioiden Sori kommen in der nächsten Umgebung der Mittelrippe der Fieder vor. Athyrioide Sori finden wir bei dieser Art überhaupt nicht. Vielleicht treten sie ab und zu auf, aber bei all den Pflanzen, die ich untersuchen konnte, fand ich niemals einen einzigen athyrioiden Sorus.

5. Athyrium umbrosum.

Bei dieser Art finden wir dieselben beiden Formen des Sorus wie bei *Athyrium procerum*, auch in ähnlicher Anordnung wie dort (Fig. 32). Auch hier fand ich ebenfalls nirgends einen athyrioiden Sorus unter den diplazioiden Sori.

Diese beiden Athyrium-Arten, *A. procerum* und *A. umbrosum*, die Milde[11] auf Grund noch weiterer Aehnlichkeiten im Bau für reine Vertreter der Gattung *Athyrium* hielt, zeigen also überhaupt nirgends die für diese Gattung typische Form der Sori. Wenn wir diese beiden Arten mit *Athyrium filix femina* und *A. acrostichoides* vergleichen, müssen wir annehmen, daß bei den ersten Arten die Tendenz, den Sorus zu vereinfachen, so weit verwirklicht wurde, daß hier der Sorus seine charakteristische Form verlor und nur ein Zwischenstadium darstellt, d. h. den diplazioiden Sorus an den Stellen, an denen bei anderen Arten der athyrioide Sorus auftritt. Der diplazioide Sorus entspricht in seinem Umriß genau dem athyrioiden Sorus, d. h. in beiden Fällen ist die der Mittelrippe abgewandte Hälfte des Sorus kürzer als die ihr zugewandte. Auch dies scheint unsere Annahme zu beweisen, daß diese Form des Doppel-Sorus durch eine Umbildung aus dem athyrioiden Sorus entstanden ist. Obgleich diese beiden Arten vollständig die für diese Gattung charakteristische Form des Sorus verloren haben, weist ihr Doppel-Sorus durch die Ungleichheit seiner beiden Hälften doch noch auf seine athyrioiden Vorfahren hin.

---

11. Milde, in Botan. Zeitung 1866, S. 376.

Bis jetzt habe ich nur die zahlreichen Beweise, die ich aus der Gattung *Athyrium* für die Annahme meiner Ableitung des diplazioiden Sorus erhielt, angeführt. Es fragt sich nun, ob auch die Gattungen *Diplazium* und *Asplenium* uns ebenfalls solche Beweise für meine Theorie liefern? Wie ich erwartete, konnte ich auch hier ähnliche Verhältnisse nachweisen.

II. Diplazium.

Ich möchte nur die beiden Arten von *Diplazium* nennen, die ich eingehender untersuchte und bei denen die Befunde vollständig mit meiner Annahme übereinstimmten. Wie schon erwähnt, ist der Doppel-Sorus (Fig. 33 B) die für die Gattung *Diplazium* charakteristische Form des Sorus.

1. Diplazium lanceum.

Bei dieser Art finden wir meistens nur zwei Formen des Sorus — diplazioide und asplenioide Sori. Die letzteren sind wieder auf die Spitzenregion der Fieder beschränkt, während die ersteren im unteren Teile der Fieder auf jeder Seite der Mittelrippe in einer Reihe angeordnet sind (Fig. 33 A). Hier konnte ich zwei Formen des diplazioiden Sorus unterscheiden, von denen die eine von dem athyrioiden (Fig. 33 B), die andere von dem länglichen aspidioiden Sorus (Fig. 33 D) abgeleitet werden kann. Vereinzelt ersetzen athyrioide (Fig. 33 C) und länglich-aspidioide Sori (Fig. 33 E), die dann sehr stark in die Länge gestreckt sind, die diplazioiden Sori.

2. Diplazium Shepherdi.

Die diplazioiden und asplenioiden Sori sind hier ebenso verteilt wie bei *Diplazium lanceum* (Fig. 34 A). Neben diesen beiden sehr häufigen Formen treten auch ab und zu athyrioide Sori auf (Fig. 34 B). Sie sind auch bei dieser Art stark in die Länge gestreckt und kommen mit den diplazioiden Sori an denselben Teilen der Fieder vor. Bei den diplazioiden Sori ist wie bei den athyrioiden Sori eine Sorus-Hälfte kürzer als die andere (Fig. 34 C).

Bei *Diplazium* finden wir also ähnliche Verhältnisse wie bei *Athyrium*. Obgleich die für diese Gattung charakteristische Form des Sorus die diplazioide ist, zeigt sich doch hier und da

ein Rückschlag in die ursprüngliche Form, indem sich athyrioide und länglich-aspidioide Sori entwickeln. In dem vereinzelten Wiederauftauchen der ursprünglichen Form der Sori bei der Gattung *Diplazium* sehe ich einen weiteren Beweis für meine Theorie der Ableitung des Doppel-Sorus.

III. Asplenium.

Aehnliche Beweise können wir auch in der Gattung *Asplenium* gewinnen. *Asplenium regulare* und *A. trichomanes* haben für gewöhnlich asplenioide Sori, die in zwei Reihen, eine auf jeder Seite der Mittelrippe einer Fieder, stehen. Ab und zu finden wir aber nicht nur diplazioide, sondern ebensogut athyrioide Sori (Fig. 35 A—D). Auch hier beweist das Auftreten aller oben erwähnten Sori, daß eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen ihnen bestehen muß. Andernfalls bleibt das Auftreten der diplazioiden und athyrioiden Sori bei *Asplenium* ein Rätsel.

Bis jetzt habe ich die Entstehung des diplazioiden oder Doppel-Sorus besprochen und gleichzeitig durch zahlreiche Beispiele gezeigt, daß meine Annahme über die Entstehung des diplazioiden Sorus nicht unbegründet ist. Wie hat sich nun aber der asplenioide Sorus entwickelt? Ist er direkt oder erst auf einem Umwege aus den athyrioiden Sorus entstanden? Goebel nimmt das erstere an und stützt sich dabei hauptsächlich auf zwei Punkte:

1. Die asplenioiden Sori stehen bei der Gattung *Athyrium* an der Spitze der Fieder.

2. Bei *Asplenium fontanum* kommen athyrioide Sori vor.

Wir können zunächst gegen diese Ableitung einwenden, daß die Spitzenstellung der asplenioiden Sori sich nicht nur bei den *Athyrium*-Arten findet, die durch die athyrioiden Sori gekennzeichnet sind, sondern ebenso bei jenen gleichfalls zur Gattung *Athyrium* gehörigen Arten (*Athyrium procerum* und *A. umbrosum* Fig. 31 u. 32), die neben asplenioiden Sori nur diplazioide besitzen. Auch bei *Diplazium* (*D. lanceum, D. Shepherdi* Fig. 33 u. 34) finden wir eine ähnliche Verteilung der Sori, d. h. im unteren Teile jeder Fieder treten diplazioide Sori auf, die in den oberen Regionen durch asplenioide Sori ersetzt werden.

Wenn der asplenioide Sorus bei *Athyrium filix femina* u. a. durch allmähliches Verkürzen und schließlich vollständiges Verschwinden des kleineren Armes entstanden ist, wie hat er sich dann bei *Athyrium procerum, A. umbrosum* und zahlreichen *Diplazium*-Arten entwickelt? Es ist sicher, daß der asplenioide Sorus sich in diesen Arten nicht in der gleichen Weise gebildet hat, vielmehr ist er durch plötzliche Unterdrückung der einen Hälfte des Doppel-Sorus und zwar der der Mittelrippe abgewandten Hälfte entstanden. Ich halte diese Ableitung des asplenioiden Sorus für richtiger, nicht nur weil sie den diplazioiden Sorus in dieselbe Entwicklungsrichtung mit einschließt, sondern weil sie gleichzeitig auch das Auftreten der diplazioiden Sori in der Gattung *Athyrium (A. filix femina, A. acrostichoides, A. australe, A. procerum* und *A. umbrosum)* erklärt. So brauchen wir nicht, wozu wir sonst gezwungen wären, anzunehmen, daß zwei Prozesse in ein und derselben Gattung *(Athyrium)* gleichzeitig nebeneinander stattfanden, die beide dasselbe Ziel erreichten, — die Bildung des asplenioiden Sorus, — nur das eine Mal direkt, das andere Mal auf dem Umweg über den diplazioiden Sorus. Der diplazioide Sorus wird durch diese Annahme als ein Mittelstadium zwischen dem länglichen aspidioiden und athyrioiden Sorus einerseits und dem asplenioiden Sorus andererseits erklärt.

Asplenium fontanum, das ich eingehender untersuchte, besitzt ebenfalls neben athyrioiden auch diplazioide Sori. Die letzteren finden wir nicht nur bei *Asplenium fontanum,* sondern auch bei *Asplenium regulare* und *A. trichomanes* (Fig. 35 A—D). Wenn wir annehmen, daß der asplenioide Sorus sich direkt aus dem athyrioiden Sorus entwickelt hat, wie können wir uns dann das Auftreten der diplazioiden Sori in der Gattung *Asplenium* erklären? Wie konnten sie in einer Gattung auftreten, deren charakteristische Form der asplenioide Sorus ist, wenn nicht irgend eine Verwandtschaft zwischen ihnen besteht? Wir könnten es uns vielleicht noch auf eine andere Art erklären, indem wir nämlich annähmen, daß der diplazioide Sorus eine sekundäre Umbildung des asplenioiden Sorus ist. Diese Erklärungsmöglichkeit fällt aber vollständig fort, wenn wir finden, daß die diplazioiden Sori nicht auf die Gattungen *Asplenium* und *Diplazium* beschränkt sind, sondern ebensogut in der Gattung *Athyrium* vorkommen. Daß sie hier mit den anderen

Formen der Sori vermischt auftreten und eine bestimmte Stellung zu den asplenioiden Sori einnehmen, weist deutlich darauf hin, daß der diplazioide Sorus gewiß ursprünglicher als der asplenioide Sorus ist und nicht erst als sekundäre Umbildung aus diesem entstanden sein kann, daß vielmehr gerade umgekehrt der asplenioide Sorus durch Unterdrückung der einen Sorus-Hälfte aus dem diplazioiden Sorus sich gebildet hat.

Der einzige Einwand, der vielleicht gegen diese Theorie erhoben werden könnte, ist der, daß bei den *Athyrium*-Arten (*A. filix femina* Fig. 29 A u. a.), die alle vier Formen der Sori besitzen, die diplazioiden Sori nicht, wie man erwarten könnte und wie wir es bei *Athyrium procerum* (Fig. 31) und *A. umbrosum* (Fig. 32) tatsächlich finden, direkt unterhalb der asplenioiden auftreten, sondern mit den athyrioiden und länglich-aspidioiden Sori vermischt den unteren Teil der Fieder besetzen. Hier können wir zunächst darauf hinweisen, daß bei *Athyrium procerum* und *A. umbrosum* die athyrioiden Sori überhaupt nicht vorkommen und deshalb die diplazioiden Sori nicht nur den ganzen unteren Teil der Fieder einnehmen, sondern auch dicht unterhalb der asplenioiden Sori auftreten. Es ist außerdem überhaupt nicht notwendig, daß jene *Athyrium*-Arten, die alle Formen der Sori besitzen, diese nun auch in derselben Anordnung zeigen, in der sie sich entwickelt haben. Eins ist aber gewiß, die weitere Umbildung des oberständigen Indusiums begann zuerst in der Gattung *Athyrium*. Ein Beweis hierfür liegt in der Bildung der diplazioiden Sori, wobei es nicht darauf ankommt, wo diese nun entstanden. Nachdem der diplazioide Sorus sich entwickelt hatte, war nur noch ein weiterer Schritt — die Unterdrückung der einen Hälfte des Doppel-Sorus — zu machen, damit das seitliche Indusium in der Form des asplenioiden Sorus entstand. Diese Form des Sorus, die weniger Baumaterial als die übrigen Formen zu ihrer Bildung braucht, nahm bei der Gattung *Athyrium* und *Diplazium* die Spitzen der Fiedern ein.

Ich glaube also bewiesen zu haben, daß das seitliche Indusium, wie wir es in der Gattung *Asplenium* finden, sich nicht direkt aus dem oberständigen Indusium (athyrioiden Sorus) entwickelt hat, sondern erst auf einem Umwege über den diplazioiden Sorus aus ihm entstanden ist. Die wichtigsten Beweisgründe für meine Theorie kann ich kurz in folgenden

Punkten zusammenfassen:

1. Bei *Athyrium filix femina, A. acrostichoides* u. a. treten diplazioide Sori mit länglichen aspidioiden und athyrioiden Sori vermischt auf.

2. Bei den oben erwähnten Arten kommen die diplazioiden Sori genau in denselben Teilen der Fieder wie die länglichen aspidioiden und athyrioiden Sori vor.

3. Bei *Athyrium filix femina* findet sich ein Sorus (Fig. 29 G), der die Entwicklung zum diplazioiden Sorus veranschaulicht.

4. Bei *Athyrium* und *Diplazium* kommen zwei Formen des diplazioiden Sorus vor, eine, die dem athyrioiden und eine, die dem länglichen aspidioiden Sorus entspricht.

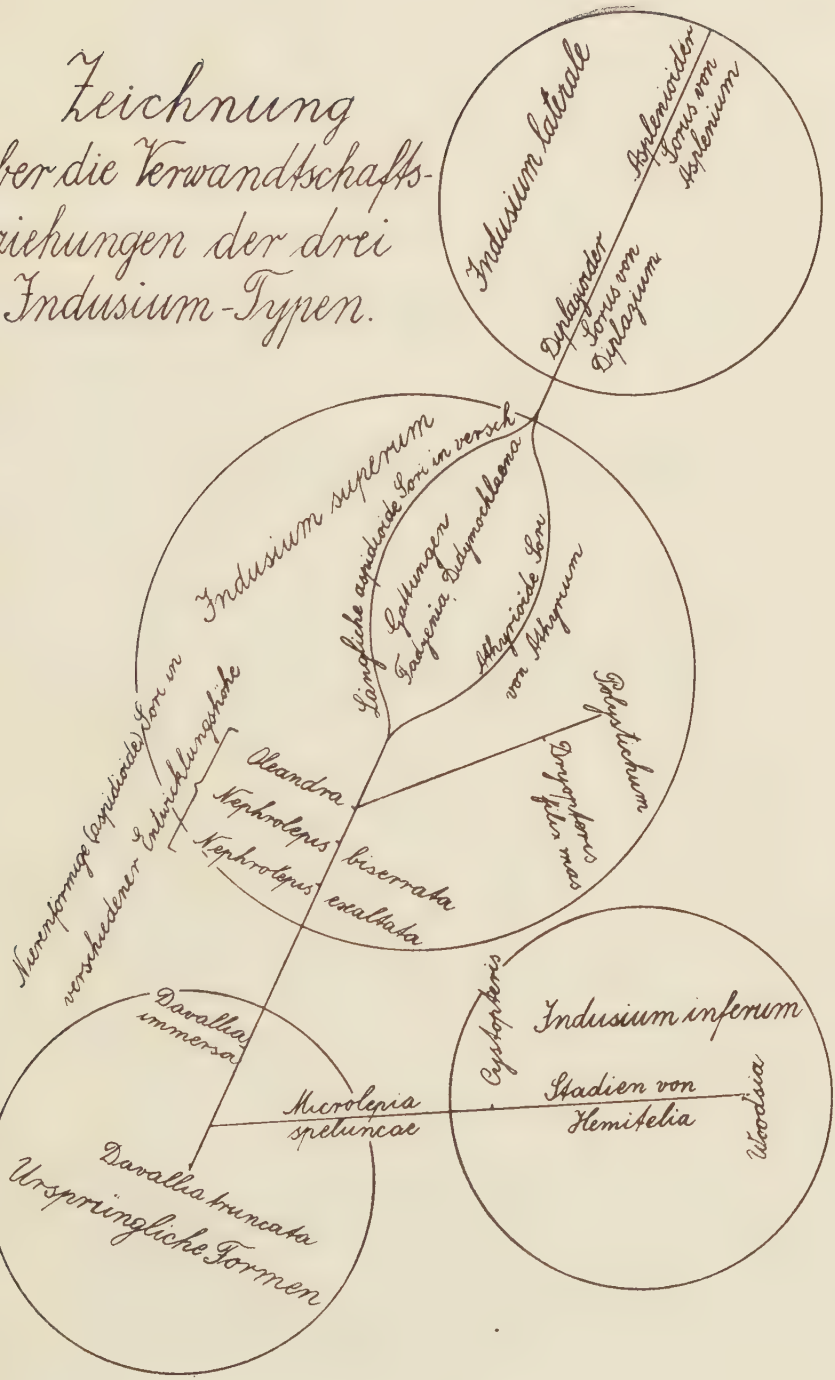
5. Bei *Athyrium procerum* und *A. umbrosum,* wo neben asplenioiden nur den athyrioiden entsprechende diplazioide Sori auftreten, verschwinden die athyrioiden Sori vollständig.

6. Bei *Asplenium regulare* und *A. trichomanes* kommen diplazioide und athyrioide Sori vor.

Schlußbetrachtung.

Ehe ich diese Arbeit abschließe, möchte ich die Abstammung, Entwicklung und die gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen der drei Indusium-Typen der *Polypodiaceae* durch eine Zeichnung erläutern. Zur Erklärung der Zeichnung möchte ich noch erwähnen, daß, obgleich wir die Stadien, die das *Cystopteris*-Indusium mit dem *Woodsia*-Indusium verbinden überhaupt nicht bei den *Woodsieae* finden, wir doch leicht diese Lücke ausfüllen können, indem wir die Zwischenstadien einfügen, die wir bei den *Cyatheeae* finden. Dazu sind wir umsomehr berechtigt, als höchstwahrscheinlich in beiden Gruppen die Bildung des unterständigen Indusiums in ähnlicher Weise verlief. Das unterständige Indusium erreichte dann endlich seinen Höhepunkt auf der einen Seite in *Cyathea,* auf der anderen in *Woodsia.* Den diplazioiden (Doppel-)Sorus möchte ich mit unter das seitliche Indusium fassen, da der einzige Unterschied beider nur darin besteht, daß bei dem diplazioiden Sorus das Indusium an beiden Seiten des Nerven befestigt ist, während es bei dem „seitlichen Indusium" dem Nerven nur an einer Seite anhaftet.

Zeichnung über die Verwandtschafts-beziehungen der drei Indusium-Typen.



Verzeichnis der Figuren.

Fig. 1. *Davallia immersa.* Indusiumzellen mit gewellten Wänden.
Fig. 2. *Woodsia obtusa.* Teil eines Indusiums, die oberen Zellen mit gewellten, die unteren mit geraden Wänden.
Fig. 3. *Cystopteris regia.* Teil eines Indusiums mit gestreckten rechtwinkligen Zellen.
Fig. 4. *Humata Kingii.* Teil eines Indusiums. A gestreckte Zellen mit geraden Seitenwänden; B gestreckte Zellen mit gewellten Seitenwänden.
Fig. 5. *Hemitelia Smithii.* Teil eines Indusiums: Zellen mit ringsum gewellten Wänden.
Fig. 6. *Cyathea dealbata.* Teil einer Schuppe mit rechtwinkligen Zellen.
Fig. 7. *Didymochlaena truncatula.* Teil einer Fieder: A ein terminaler Sorus; B ein Sorus, bei dem der Nerv weiterwächst.
Fig. 8. A—H. *Polystichum lobatum.* Entwicklungsstufen des oberständigen Indusiums. A Längsschnitt.
Fig. 9. *Polystichum lobatum.* Voll entwickelter Sorus: A mit, B ohne Indusium.
Fig. 10. *Dryopteris filix mas.* Voll entwickelter Sorus: A mit, B ohne Indusium; e Einbuchtung des Receptakulums; C Indusium mit Schlitz, von unten gesehen.
Fig. 11. A—D. *Dryopteris filix mas.* Entwicklungsstufen des Indusiums; E unterer Teil des Stieles im Querschnitt.
Fig. 12. *Dryopteris filix mas.* Linke Hälfte eines Sorus um die Anheftung des Indusiums am Rand der Furche des Stieles zu zeigen.
Fig. 13. A—D. *Aspidium Sieboldii.* Verschiedene Entwicklungsstadien des Indusiums.
Fig. 14. *Polystichum lobatum.* Voll entwickelter Sorus: A eingebuchtetes Indusium; B radiäres Receptakulum.
Fig. 15. A—G. Schema des Entwicklungsganges zum oberständigen Indusium.
Fig. 16. *Davallia truncata.* Voll entwickelter Sorus: A mit, B ohne Indusium, zeigt die Anheftungsstelle des Indusiums am Blattparenchym.
Fig. 17. *Davallia immersa.* A zeigt die untere Anheftungsstelle des Indusiums; B Indusium heruntergeschlagen, um das vorgewölbte Receptakulum zu zeigen.
Fig. 18. *Nephrolepis exaltata.* A Sorus mit, B ohne Indusium, um das halbkreisförmige Receptakulum zu zeigen.
Fig. 19. *Nephrolepis biserrata.* Sorus, A mit, B ohne Indusium.

Fig. 20. *Oleandra articulata.* Sorus, A mit, B ohne Indusium, um das kreisförmige Receptakulum, das hinten steril ist, zu zeigen.

Fig. 21. *Microlepia speluncae.* Sorus, A mit, B ohne Indusium, nur noch seine Anheftungsstelle sichtbar; C Längsschnitt, der das kegelförmige Receptakulum zeigt.

Fig. 22. A—E. Schematische Darstellung der Entwicklung des unterständigen Indusiums.

Fig. 23. *Cystopteris regia.* Sorus, A mit, B zurückgeschlagenes Indusium.

Fig. 24. *Cyathea insignis.* Sorus, A Indusium mit kreuzförmigem Riß, B im Längsschnitt.

Fig. 25. *Woodsia obtusa.* Sorus, Sporangien entfernt.

Fig. 26. *Hemitelia Smithii.* A normal entwickelter Sorus; B Sorus, dessen Indusium den unteren Teil des Receptakulums vollständig umschließt.

Fig. 27. Schematische Darstellung der Entwicklung des seitlichen Indusiums.

Fig. 28. A länglich-nierenförmiger Sorus von *Fadyenia Fadyenii;* B langgestreckter Sorus von *Didymochlaena truncatulata;* C derselbe ohne Indusium.

Fig. 29. A—G. *Athyrium filix femina.* A verschiedene Sorus-Formen an einer Fieder; B athyrioider Sorus; C derselbe ohne Indusium; D diplazioider Sorus, ein Arm kürzer als die andere; E länglich-aspidioider Sorus; F diplazioider Sorus, beide Arme gleich lang; G abnormer diplazioider Sorus, das Indusium am vorderen Ende dem Nerven nicht angeheftet.

Fig. 30. *Athyrium acrostichoides.* Teil einer Fieder mit verschiedenartigen Sori.

Fig. 31. *Athyrium procerum.* Teil einer Fieder mit asplenioiden und diplazioiden Sori.

Fig. 32. *Athyrium umbrosum.* Teil einer Fieder mit asplenioiden und diplazioiden Sori.

Fig. 33. *Diplazium lanceum.* A eine Fieder; B u. D die beiden Formen des diplazioiden Sorus; C athyrioider Sorus; E länglich-aspidioider Sorus.

Fig. 34. *Diplazium Shepherdi.* A vollständige Fieder; B athyrioider Sorus; C diplazioider Sorus.

Fig. 35. A u. B. *Asplenium regulare.* A Athyrioider, B diplazioider Sorus. C u. D diplazioide Sori von *Asplenium trichomanes.*

Tafel 1

Fig. 1.

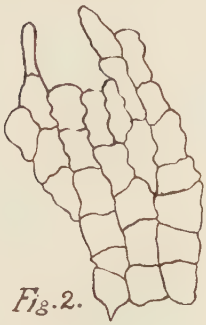


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 6.

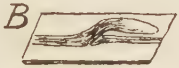
A

Fig. 4.

B

Fig. 5

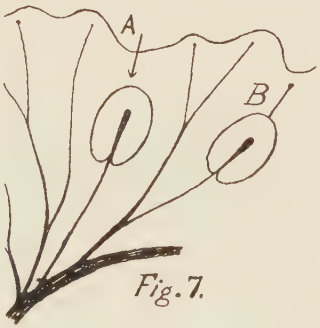
A



B

C

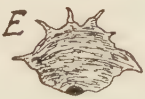
D



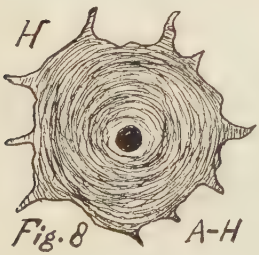
A

B

Fig. 7.

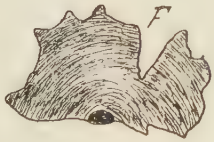


E

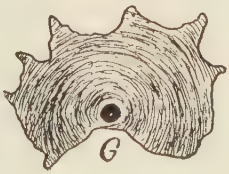


H

Fig. 8 A-H



F



G

Tafel 2

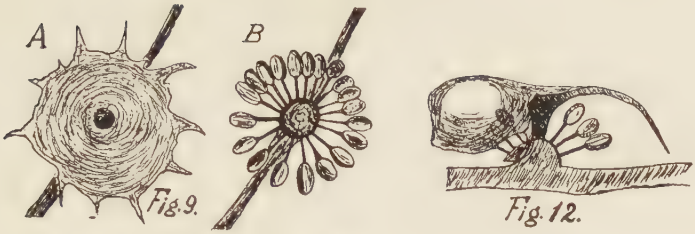


Fig. 9.

Fig. 12.

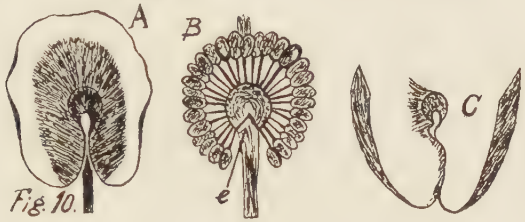
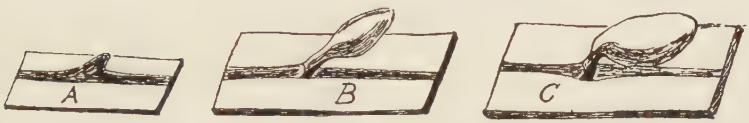


Fig. 10.



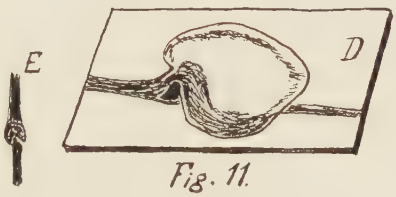


Fig. 11.

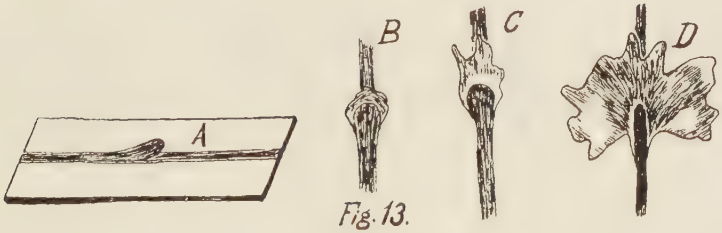


Fig. 13.

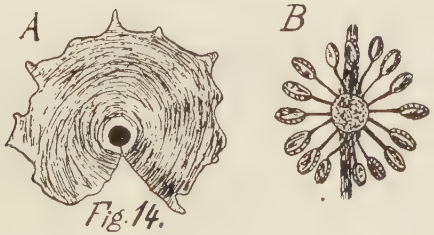
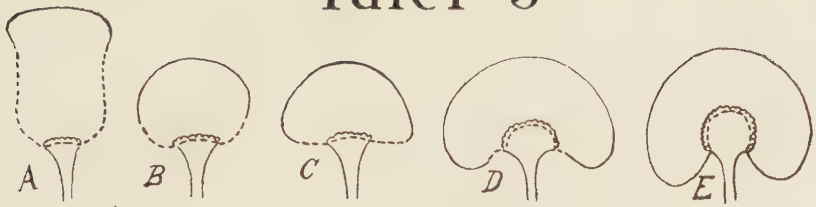


Fig. 14.

Tafel 3



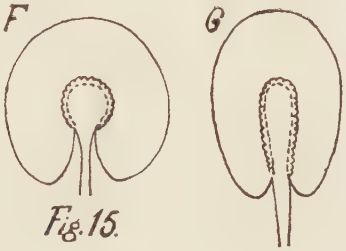


Fig. 15.

Fig. 16.

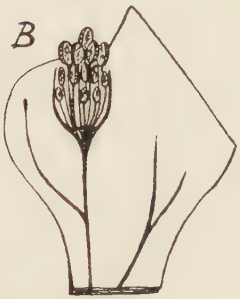


Fig. 17.

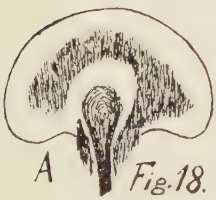
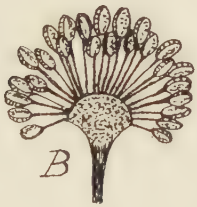


Fig. 18.



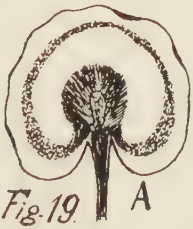


Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Tafel 4

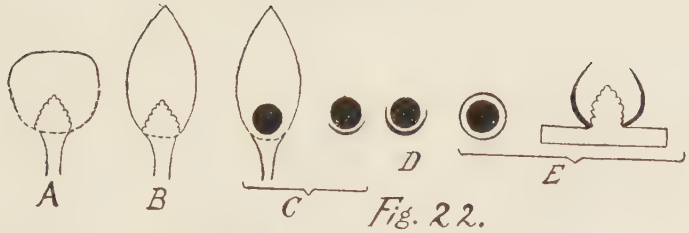


Fig. 22.

Fig. 23

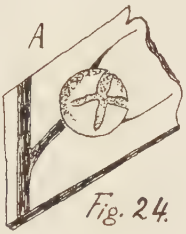


Fig. 24.

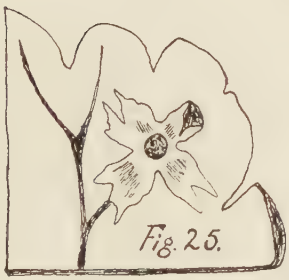
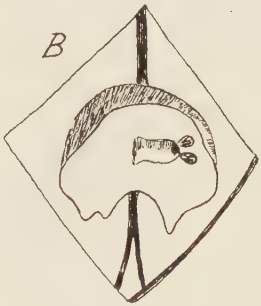
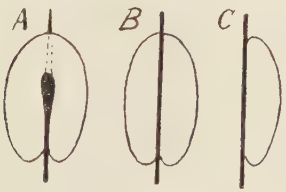


Fig. 25.

Fig. 26.





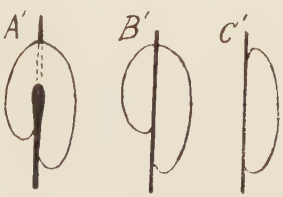


Fig. 27.

Fig. 28.

Tafel 5

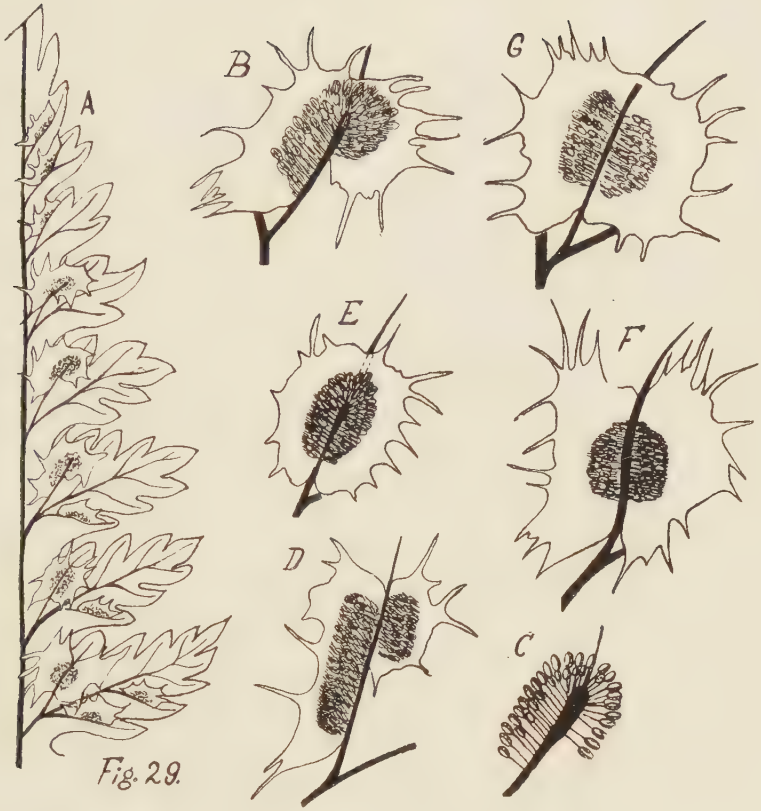


Fig. 29.

Fig. 30.

Fig. 31.

Tafel 6

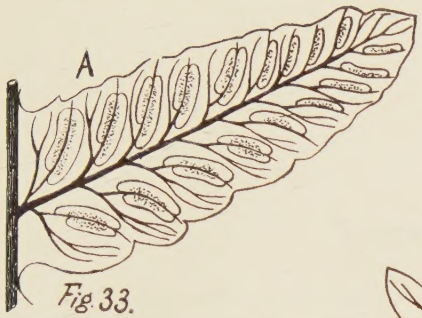
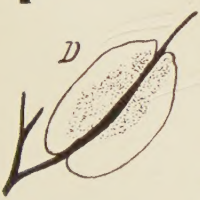


Fig. 33.

Fig. 32.



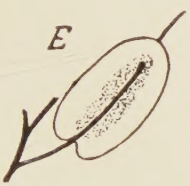
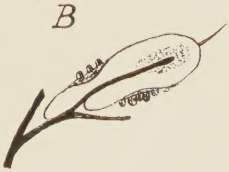


Fig. 35.

Fig. 34



Lebenslauf.

Am 9. Juni 1896 wurde ich als Sohn des Arztes Sh. Qadar Baksh zu Phillour in Punjab (Indien) geboren.

Ich bekenne mich zum muselmanischen Glauben.

Die Reifeprüfung zum Besuch der Universität Allahabad bestand ich im Jahre 1914, trat im gleichen Jahre in das Ewing Christian College ein und bestand die Zwischenprüfung im Jahre 1917. Das Baccalaureat der Wissenschaften erlangte ich im Jahre 1919.

Als Demonstrator der Botanik wirkte ich an Ewing Christian College zu Allahabad bis zum Jahre 1920. Dann trat ich in das Mohammedanische Englisch-orientalische College (jetzt die Muselmanische Universität) zu Aligarh als Demonstrator der Biologie ein.

Am 15. Mai 1923 wurde ich an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin immatrikuliert und arbeitete im Botanischen Museum zu Dahlem, wo ich meine Dissertation anfertigte.